

ACADEMIE DE MONTPELLIER

UNIVERSITE MONTPELLIER II

- Sciences et Techniques du Languedoc -

T H E S E

Présentée à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc
pour obtenir le diplôme de DOCTORAT

Spécialité

Physiologie et Biologie des Organismes et des Populations
Option : Biologie des Populations et Ecosystèmes

**DYNAMIQUE SAISONNIERE D'UNE SAVANE
SOUDANO-SAHELIENNE
AU NORD-CAMEROUN**



Par:

SEGHIERI Josiane

Soutenue le 12 septembre 1990 devant le jury composé de:

MM M. GODRON

Président

J.C. BILLE

Rapporteur

A. CORNET

Ch. FLORET

Rapporteur

R. PONTANIER

ACADEMIE DE MONTPELLIER

UNIVERSITE MONTPELLIER II

- Sciences et Techniques du Languedoc -

T H E S E

Présentée à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc
pour obtenir le diplôme de DOCTORAT

Spécialité

Physiologie et Biologie des Organismes et des Populations
Option : Biologie des Populations et Ecosystèmes

DYNAMIQUE SAISONNIERE D'UNE SAVANE
SOUDANO-SAHELIENNE
AU NORD-CAMEROUN

Par:

SEGHIERI Josiane

Soutenue le 12 septembre 1990 devant le jury composé de:

MM M. GODRON

Président

J.C. BILLE

Rapporteur

A. CORNET

Ch. FLORET

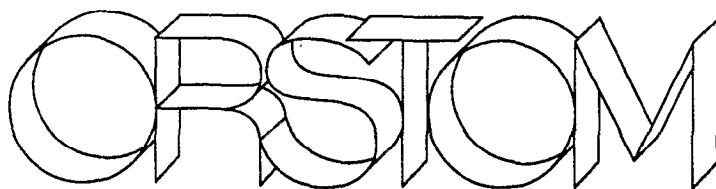
Rapporteur

R. PONTANIER

ORSTOM Fonds Documentaire
N° : 34.132 ex 2
Cote : A

10 JUL. 1991

TDM 71



Editions de l'ORSTOM

INSTITUT FRANÇAIS DE RECHERCHE SCIENTIFIQUE
POUR LE DÉVELOPPEMENT EN COOPÉRATION

Collection :

Travaux et Documents Microédités

PARIS 1991

ISBN : 2-7099-1049-7

© ORSTOM

F 3

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 « et 3 de l'article 41, d'une part, que les «copies ou reproductions « strictement réservées à l'usage privé du copiste et non des- « tinées à une utilisation collective» et, d'autre part, que les « analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et « d'illustration, «toute représentation ou reproduction intégrale, « ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses « ayants droit ou ayants cause, est illicite» (alinéa 1er de l'article 40).

« Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé « que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par « les articles 425 et suivants du Code pénal.»

Résumé - Summary

L'objectif de l'étude est de comprendre la dynamique saisonnière de la végétation des savanes soudano-sahéliennes du Nord-Cameroun. La pluviosité annuelle est de 800 mm répartis sur 4 à 6 mois. Cependant, le début de la saison des pluies est très irrégulier. L'étude s'est déroulée sur deux ans, mais, la strate herbacée, constituée essentiellement d'espèces annuelles, a été soumise à deux régimes pluviométriques supplémentaires, simulés grâce à deux irrigations ponctuelles, pratiquées en début de saison, chaque année, sur chaque station. La végétation des trois types de sol les mieux représentés dans le secteur d'étude est considérée. Il s'agit d'un vertisol modal, d'un vertisol dégradé et d'un sol ferrugineux.

L'analyse des résultats met en évidence l'influence de l'irrégularité des premières pluies sur la mise en place et l'organisation finale des communautés herbacées, ainsi que l'effet de la répartition des pluies sur les cycles de vie des espèces herbacées et ligneuses. Il est montré comment les caractéristiques physico-hydriques des sols déterminent la répartition de l'eau disponible pour les plantes au cours de la saison, et comment, de ce fait, le type de sol influence la différenciation des communautés en place et leurs réponses aux variations climatiques. La part des caractéristiques intrinsèques des espèces dans le déterminisme du comportement de la communauté est mise en évidence. Alors que le cycle des herbacées annuelles est très lié aux disponibilités hydriques, d'autres facteurs que leur répartition interviennent dans le déclenchement et le déroulement des phases phénologiques des espèces ligneuses. Enfin, on souligne l'importance de l'action humaine dans cette région, avec la culture itinérante notamment et la pratique du feu, sur la différenciation des strates ligneuses et herbacées.

This study concerns seasonal dynamics of the vegetation structure and plants life cycles in soudano-sahelian savannas in the North-Cameroon. The annual rainfall is 800 mm which occurs during 4 to 6 months. However, the beginning of the rainy season is very irregular. The study lasted two years, during which the herbaceous stratum, mainly composed of annuals species, was submitted to two other rainfall flows, simulated by two limited irrigation regimes at the beginning of the season, each year, at each site. The vegetation of the three kinds of soil which are the most representative in the region was studied: a modal vertisol, a degraded vertisol and a ferrugineous soil.

The results show the influence of irregularity of initial rainfall on the colonisation and final organisation of herbaceous communities, and the effects of the pattern of rainfall on the life cycles of the herbaceous and ligneous species. Physical-hydric characteristics of the soils were found to determine available water distribution for plants through out the season, and consequently, the kind of soil influences community differentiation and the response to climatic variation. The role of intrinsic characteristics of species in the determinism of the community behaviour was discussed. The life cycle of annual species was strongly correlated with water availability, but other factors are involved in the triggering and the progress of the phenology of ligneous species. Finally, the importance of human activity in the region, especially itinerant cultivation and fire, on the differentiation of ligneous and herbaceous strata is emphasized.

*A mon père
A Alain*

Remerciements

Je tiens à exprimer ma gratitude à tous ceux qui se sont intéressés à ce travail et m'ont permis de le mener à bien.

Tout d'abord, je remercie sincèrement l'ensemble des responsables de la Recherche Agronomique du Cameroun qui m'ont autorisé à travailler dans le pays d'Afrique où j'ai les meilleurs et les plus nombreux souvenirs. Je pense, entre autres, au Dr. ECKEBIL, alors Directeur de l'Institut de la Recherche Agronomique (IRA) et au Dr. BINDZI-TSALA, Chef du Centre National des Sols (CNS). Je pense aussi à M. MOUKOURI-KUOH, Chef des différents projets CCE/IRA⁽¹⁾. M. BOLI, Chef du centre IRA de Maroua, m'a chaleureusement accueillie dans les locaux de la station et m'a permis de bénéficier de ses infrastructures. La collaboration avec les chercheurs Camerounais fut amicale et conduite dans le cadre d'un véritable partenariat, spécialement avec M. SEINY-BOUKAR, pédologue, Chargé de Recherche à l'IRA et Chef d'Antenne du CNS à Maroua, M. DONFACK, phyto-écologue, et M. EYOG MATIG, Chef d'Antenne du Centre de Recherches Forestières (CRF) de Maroua. Il en fut de même avec les chercheurs expatriés, notamment M. VAN DER ZON (Université de Wageningen), M. PELTIER (CTFT), M. PARTIOT (CIRAD), M. NOUVELLET (CTFT), ainsi qu'avec l'ensemble des chercheurs travaillant dans la section agronomique de l'IRA (IRA, CIRAD, IRAT, USAID, etc.). L'esprit d'équipe a toujours prévalu au sein du personnel du CNS que je remercie. Sans pouvoir les citer tous, je pense en particulier à HAMADOU, le chauffeur aux multiples compétences, NOEL, le brillant technicien de l'informatique, ainsi qu'aux deux informateurs Guiziga qui m'ont beaucoup appris au cours de nos nombreuses sorties sur le terrain, sans oublier "Petit Modèle".

Je dois ma sincère reconnaissance à l'ORSTOM qui m'a assuré logement, indemnités et encadrement scientifique, tout au long de ce travail. En particulier, je remercie Messieurs GILLON et CORNET, respectivement ancien et actuel Directeur du Département Milieu et Activité Agricole (MAA), M. MATHIEU, Chef de mission ORSTOM au Cameroun, M. CLAUDE, alors Directeur du centre ORSTOM de Montpellier. Je dois également beaucoup à nombre de chercheurs et amis de cet organisme, parmi lesquels Messieurs CASENAVE, Responsable de l'UR B2, GROUZIS, THEBE, CARRE, BILLE, BRABANT et, tout particulièrement pour leur appui permanent et leurs conseils quotidiens, Messieurs SAYOL (ainsi que Madame), PONTANIER et SEIGNOBOS. M. SEIGNOBOS a accepté d'effectuer les dessins qui ornent les têtes et les fins de chapitres de ce document. M. PONTANIER a subi l'épreuve des corrections des premières versions jusqu'aux dernières. Merci de tout coeur pour sa patience et ses compétences de guide, en particulier en ce qui concerne les connaissances qu'il m'a transmises en hydro-pédologie. Merci aussi à Hassen GHOULA, dessinateur à Tunis, qui a réalisé une partie des figures de ce document.

Je suis reconnaissante aux responsables du CEPE (CNRS), lequel fut mon laboratoire d'accueil en France. Je pense à M. DI CASTRI, ancien Directeur, qui a contribué fortement à ce que je continue mon travail de thèse, malgré mes fonctions à l'UICN pendant plus d'un an. Je remercie également M. WAREMBOURG, actuel Directeur. Grâce à M. FLORET, j'ai eu la chance de connaître l'encadrement dont la plupart des thésards rêvent. Par ses qualités humaines exceptionnelles, associées à une disponibilité rare et un sens psychologique aigü, il a permis que je m'épanouisse pleinement dans ce travail, et que j'en tire beaucoup plus de

⁽¹⁾ Cette étude a été réalisée dans le cadre d'un vaste programme pluri-disciplinaire, entrepris en 1983 par les pédologues de l'IRA/CNS et de l'ORSTOM, les hydrologues de l'IRGM/CRH et de l'ORSTOM et les phyto-écologues de l'IRA/CRH et du CEPE/CNRS. Ce programme a bénéficié de l'appui financier de la CCE (DG12). Les travaux de terrain, qui ont conduit à cette thèse, s'inscrivaient dans le cadre du contrat T.D.S. A216 CAM (5), concernant le volet "Utilisation et Conservation des Ressources en Sol et en Eau du Nord-Cameroun". L'ensemble des recherches qui ont été, ou sont actuellement, menées s'intègre particulièrement bien au réseau R3S.

plaisirs que de tourments. Je remercie également toute l'équipe du groupe 6 pour sa collaboration. Mlle LAURES a passé de longues heures à l'ordinateur pour la mise en forme de certaines figures et de tous les tableaux; sans elle, je n'aurais probablement pas pu finir aussi rapidement le document. Je pense également à M. PHAN CHI, M. COLLIN, M. GRANDJANNY, Marie MAISTRE, Marie-Jo GALAN, qui m'ont tous épaulé à un moment donné. Je remercie très sincèrement l'équipe des bibliothécaires du CEPE, pour leur cordialité et leur efficacité étonnantes, avec, à leur tête, Mlle BONNET. De même, je pense aux efforts de l'équipe des dessinateurs pour finir à temps les nombreuses figures du mémoire, avec, entre autres, M. VILLANOVA et M. FERRIS. Le dévouement et la bonne humeur de mesdames AUGUET, GAUTHIER, JEANJEAN, SOPHY, TRAUCHESSEC n'ont jamais fait défaut non plus. Je tiens à remercier tout spécialement M. LE FLOC'H, pour sa disponibilité et sa patience toujours égales; il fut un soutien précieux et m'apprit, sans me l'enseigner, une certaine philosophie de la Science. Je suis reconnaissante également à Messieurs BANCO, ROUX, GUILLERM, TAMISIER, LONG, LE HOUEROU, LEPART, ROMANE, THIAULT, ainsi qu'à Mireille SON, Monsieur et Madame DEBUSSHE et Dominique GILLON, pour ne m'avoir jamais refusé un conseil.

A Montpellier encore, j'ai bénéficié d'échanges fructueux avec M. DURANTON, M. DEAT, M. LE BOURGEOIS, tous trois du CIRAD, ainsi qu'avec Messieurs GODRON et POISSONNET, de l'Institut de Botanique. En particulier, je suis reconnaissante à M GODRON, pour m'avoir enseigné, depuis 1984, successivement dans le cadre d'un DESS, d'un DEA puis de cette thèse, les principes fondamentaux d'une certaine approche de l'écologie.

Je tiens à remercier l'UICN, grâce à laquelle j'ai pu achever ce travail, sans les soucis matériels qui entravent la tranquillité d'esprit de beaucoup de thésards. Je n'oublie pas Monsieur LEBRUN de l'IEMVT qui m'a aidée à confirmer certaines déterminations taxonomiques.

Pour finir, je voudrais pouvoir exprimer toute la gratitude et toute l'amitié que j'éprouve envers Madame et Monsieur WINKEL-AL SAMMAN, qui furent des hôtes exceptionnellement accueillants, en même temps que des partenaires et des complices précieux. Je pense enfin à Nath, François et Béatrice, Hanna, Laurent, Eric, et aux amis du CEPE, de l'UICN, du Cameroun, du Niger, ...



TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	1
- Problématique	2
- Les connaissances déjà acquises	3
- L'approche utilisée	4
 CHAPITRE I - <u>MATERIEL ET METHODE</u>	9
 1.1. LE SECTEUR D'ETUDE	10
1.1.1. LOCALISATION, GEOMORPHOLOGIE REGIONALE ET CONTEXTE SOCIO-ECONOMIQUE	10
1.1.2. LE CLIMAT	16
1.1.2.1. Place du secteur d'étude dans le contexte des grands domaines climatiques tropicaux d'Afrique	16
1.1.2.2. Le caractère particulier des précipitations	19
1.1.3. CARACTERISTIQUES DES SOLS DES TROIS STATIONS	23
1.1.3.1. Toposéquence Est	23
1.1.3.2. Toposéquence Ouest	31
1.1.4. LA VEGETATION	32
1.1.4.1. Le contexte phytogéographique régional	32
1.1.4.2. Place des stations étudiées au sein des systèmes écologiques du bassin-versant de Mouda	35

1.2. LES METHODES DE RELEVES	39
1.2.1. MESURE DE L'EVOLUTION DES PARAMETRES CLIMATIQUES	40
1.2.1.1. L'hygrométrie et les températures	40
1.2.1.2. La pluviométrie	40
1.2.2. MESURE DE L'EVOLUTION DU STOCK D'EAU DANS LE SOL	43
1.2.2.1. Mesure neutronique	43
1.2.2.2. Méthode pondérale	43
1.2.2.3. Calcul du stock d'eau disponible pour la végétation	44
1.2.3. METHODE DE RELEVÉ DE LA VEGETATION	46
1.2.3.1. Les herbacées	46
1.2.3.2. Les ligneux	49
1.2.4. EXPERIMENTATION	53
1.2.4.1. Sur le terrain	53
1.2.4.2. En milieu contrôlé	54
 CHAPITRE II - <u>VARIATIONS SAISONNIERES DES CARACTERISTIQUES DU</u> <u>TAPIS HERBACE EN FONCTION DES DISPONIBILITES</u> <u>HYDRIQUES DU MILIEU</u>	 60
 2.1. RESULTATS	 62
2.1.1. SUR SOL FERRUGINEUX	62
2.1.1.1. Evolution intra-saisonnière du recouvrement global	62
2.1.1.2. Evolution intra-saisonnière de la contribution des espèces dominantes au recouvrement	65

2.1.1.3. Evolution intra-saisonnière de la richesse spécifique et du nombre moyen d'espèces par quadrat	65
2.1.2. SUR VERTISOL	68
2.1.2.1. Evolution intra-saisonnière du recouvrement global	68
2.1.2.2. Evolution intra-saisonnière de la contribution des espèces dominantes au recouvrement	71
2.1.2.3. Evolution intra-saisonnière de la richesse spécifique et du nombre moyen d'espèces par quadrat	74
2.1.3. SUR SOL HARDE	74
2.1.3.1. Evolution intra-saisonnière du recouvrement global	74
2.1.3.2. Evolution intra-saisonnière de la contribution des espèces dominantes au recouvrement	76
2.1.3.3. Evolution intra-saisonnière de la richesse spécifique et du nombre moyen d'espèces par quadrat	79
2.1.4. VARIATIONS INTER-ANNUELLES DES CARACTERISTIQUES DU TAPIS HERBACE EN FIN DE SAISON DE CROISSANCE	79
2.1.4.1. Etats de la végétation sur le sol ferrugineux au mois d'août	80
2.1.4.2. Etats de la végétation sur le vertisol au mois d'août	83
2.1.4.3. Etats de la végétation sur le sol hardé au mois d'août	86
2.2. DISCUSSION	88
2.2.1. CARACTERISTIQUES DES PHASES DU DEVELOPPEMENT HERBACE	88

2.2.2. EFFETS DE LA VARIATION DE LA PLUVIOSITE	89
2.2.2.1. Comparaison de la pluviosité des deux années	89
2.2.2.2. Effets sur le développement du tapis herbacé	92
2.2.2.3. Effets sur la structure du tapis herbacé	100
2.2.3. EFFETS DU REGIME HYDRIQUE ET DE LA NATURE DU SUBSTRAT	103
2.2.3.1. Effets sur le développement du tapis herbacé	103
2.2.3.2. Effets sur la structure du tapis herbacé	107
2.2.4. EFFETS STOCK DE GRAINES	119
2.3. CONCLUSION	126
 CHAPITRE III - <u>PHENOLOGIE DES ESPECES HERBACEES</u> <u>ET LIGNEUSES</u>	131
3.1. RESULTATS	134
3.1.1. LES ESPECES HERBACEES	134
3.1.2. LES ESPECES LIGNEUSES	140
3.2. DISCUSSION	142
3.2.1. LES ESPECES HERBACEES	142
3.2.1.1. Stratégies des groupes identifiés	143
3.2.1.2. Influence de la répartition des disponibilités hydriques	147
3.2.1.3. Influence conjointe d'autres facteurs	151
3.2.1.4. Conclusion	154

3.2.2. LES ESPECES LIGNEUSES	155
3.2.2.1. Stratégies des groupes identifiés	156
3.2.2.2. Influence de la répartition des disponibilités hydriques	159
3.2.2.3. Influence conjointe d'autres facteurs	165
3.2.2.4. Conclusion	169
3.2.3. LES INTER-ACTIONS ENTRE LIGNEUX ET HERBACEES	170
CONCLUSION GENERALE	176
Références bibliographiques	185



Problématique:

L'objectif de la présente étude est de trouver comment la végétation répond et s'adapte à la périodicité annuelle des disponibilités en eau et à la variabilité des stress hydriques que son environnement physique lui impose.

Le but est d'identifier les comportements spécifiques, mais également communautaires, développés par une végétation subissant une forte contrainte hydrique, variable dans le temps et dans l'espace.

L'objet étudié est une savane sèche d'Afrique tropicale située au Nord-Cameroun.

Elle fait partie du centre d'endémisme régional soudanien (WHITE, 1983) et du secteur phytogéographique soudano-sahélien (LETOUZEY, 1985). La strate herbacée est constituée à 90 % d'espèces annuelles et la strate ligneuse est toujours présente, avec un recouvrement compris entre 5 et 60 %.

Elle est soumise à une sécheresse climatique de 6 à 8 mois par an. La pluviosité annuelle est de l'ordre de 800 mm. Les premières pluies arrivent en mai-juin et sont très irrégulières. Les deux mois les plus arrosés sont les mois de juillet et d'août. En outre, la topographie (en raison du ruissellement) et les sols, en fonction de leurs propriétés physico-hydriques, conditionnent les disponibilités de l'eau pour les plantes.

Les hypothèses que nous cherchons à vérifier sont les suivantes:

L'eau du sol disponible pour les plantes est-elle le facteur le plus déterminant de la structure et du fonctionnement de cette savane ?

Plus généralement, les espèces sahéliennes sont-elles plus fréquentes sur les sols les plus secs (et les espèces soudaniennes sur les sols les plus humides) ? Une aridité croissante entraîne-t-elle un changement d'espèces, et même une modification radicale de la composition spécifique ? Ou bien se traduit-elle par une simple diminution de la richesse spécifique ?

Les communautés végétales répondent-elles aux variations saisonnières des pluies par des comportements qui sont fonction du type de sol ? Les caractéristiques intrinsèques des espèces, de croissance et de reproduction, peuvent-elles expliquer la structure du couvert en fin de saison ?

Les connaissances déjà acquises:

L'analyse des caractéristiques du fonctionnement de la savane sèche étudiée ici, s'appuie sur l'information déjà obtenue dans d'autres milieux tropicaux, qu'ils soient climatiquement équivalents, plus secs ou plus humides.

Malgré plusieurs décennies de recherches sectorielles sur les savanes tropicales, d'une manière générale, celles-ci bénéficient d'un nombre de travaux encore très limité. Actuellement, quelques aspects seulement de la structure et du fonctionnement de certains de ces écosystèmes tropicaux sont connus.

Des ouvrages très généraux ont décrit leurs caractéristiques (SCHNELL, 1971 a et b; TROCHAIN, 1980; HUNTLEY et WALKER, 1982; BOURLIERE, 1983). Un souci croissant de comprendre leur fonctionnement a motivé la réalisation d'études sur leur dynamique et sur les facteurs qui déterminent leur productivité et leur structure (CORNET, 1981; PENNING DE VRIES et DJITEYE, 1982; ; MENAUT, 1983; WHITTAKER, MORIS et GOODMAN, 1984; FROST et *al.*, 1986; FOURNIER, 1990; ...).

Malgré l'existence de quelques études sur les populations d'espèces de savanes, en particulier les espèces graminéennes dominantes (TOGOLA, 1982; CISSE, 1986; GROUZIS, 1987; FOURNIER, 1990), la compréhension du fonctionnement de ces communautés reste très fragmentaire (SILVA et ATAROFF, 1985). La diversité des savanes rend difficile une généralisation des mécanismes qui contrôlent leur dynamique.

Même si un certain nombre d'hypothèses de fonctionnement ont été formulées, à la suite d'études déjà réalisées localement, elles demandent d'être vérifiées ailleurs. Par exemple, CISSE (1986) a travaillé essentiellement au Mali, sur les vagues d'annuelles en début de saison des pluies et sur leur installation. Pour cet auteur, la répartition des disponibilités hydriques pour les

plantes en début de saison, est primordiale dans le succès d'établissement des espèces aux caractéristiques fonctionnelles variées. Cette répartition constitue le déterminant principal de la composition floristique et de la structure des communautés adultes. WALKER et NOY-MEIR (1982) ont bâti un modèle dynamique de l'évolution du rapport couvert ligneux/couvert herbacé, basé sur l'hypothèse de l'absence de concurrence pour l'eau entre la strate ligneuse et la strate herbacée, au niveau des couches profondes du sol. Plus récemment, KNOOP et WALKER (1985) ont remis en question cette absence de concurrence. WALKER et MENAUT (1988) ont suggéré que non seulement l'humidité (le "PAM", Plant Available Moisture), mais également les nutriments disponibles pour les plantes (le "PAN", Plant Available Nutrients) constituaient les principaux déterminants des caractéristiques structurelles et fonctionnelles des savanes. Ces auteurs ont, par ailleurs, proposé un ensemble de protocoles pour tester quelques unes des problématiques les plus urgentes à aborder. L'eau y prend une place essentielle en tant que facteur déterminant. FROST et *al.* (1986) ont établi une synthèse de l'ensemble des études concernant les réponses des savanes au stress et aux perturbations. Quelques études phénologiques (GRANIER et CABANIS, 1975; MONASTERIO et SARMIENTO, 1976; SARMIENTO et MONASTERIO, 1983; MENAUT et CESAR, 1979; FOURNIER, 1990) ont permis de mettre en lumière la grande complexité du déterminisme du cycle de vie des espèces, mais sans pouvoir préciser beaucoup les mécanismes en jeu. Enfin, certains auteurs se sont plus particulièrement attachés à comprendre la dynamique d'installation des communautés, à partir de celle du stock de graines dans le sol (BILLE, 1973; CARRIERE, 1989).

L'approche utilisée

La dynamique saisonnière de la végétation est appréhendée à travers, d'une part la mise en place et l'organisation des communautés herbacées (chapitre II), d'autre part l'analyse des cycles de vie des espèces ligneuses et herbacées (chapitre III), sur trois types de sol.

Le premier chapitre présente les caractéristiques de la savane étudiée et détaille les méthodes utilisées pour l'analyse de son fonctionnement.

Les trois types de sol sont les sols les mieux représentés au Nord-Cameroun (voir SEINY BOUKAR, 1990). Il s'agit d'un vertisol en bon état,

d'un vertisol très dégradé, planosolique, et d'un sol ferrugineux induré. Ils constituent un gradient de texture. Le vertisol est très argileux, le planosol est limono-sableux et le sol ferrugineux sablo-argileux dans leurs horizons de surface. Par ailleurs, le planosol est issu du vertisol par une dégradation entraînant une forte réduction de la perméabilité du sol en surface, d'où un fort ruissellement des pluies. Enfin, ils se distinguent par leurs positions topographiques: le sol ferrugineux se situe en haut de toposéquence, puis viennent le vertisol et le planosol, en positions plus basses. Cet ensemble de facteurs leur confère des caractéristiques physico-hydriques et chimiques très différentes, bien qu'ils soient soumis au même climat, donc aux mêmes variations de la pluviosité.

L'étude se déroule sur deux années (1986 et 1987). La strate herbacée a été soumise à deux régimes pluviométriques supplémentaires, simulés grâce à des irrigations précoces pratiquées chaque année sur chaque station.

Le deuxième chapitre est consacré à l'évolution saisonnière du recouvrement et de la structure du tapis herbacé, en relation avec la pluviosité et l'évolution du stock d'eau disponible pour les plantes dans le sol.

La végétation est particulièrement sensible au manque d'eau lors de sa mise en place. En ce qui concerne la strate herbacée, dominée par des Thérophytes, les différences observables sur de courtes distances dans la composition floristique, les abondances spécifiques et le développement saisonnier des communautés doivent refléter, pour une bonne part, des processus intervenant aux stades de germination (FROST et *al.*, 1986) et d'installation (CISSE, 1986). Nous nous sommes particulièrement intéressée à ces stades de la mise en place du couvert.

Les différences dans les caractéristiques intrinsèques de croissance et de reproduction des espèces doivent conduire à un partage plus ou moins équitable, et plus ou moins constant, de l'utilisation de l'eau disponible entre les espèces et entre les communautés. Ce partage est décelable en observant la structure du tapis à son développement maximum.

Les déficits hydriques doivent favoriser des modes de consommation (stratégies de survie) distincts, en fonction de la répartition et de l'intensité du

stress. La structure est analysée en termes de tactique des espèces, de différenciation et de recouvrement de niches, mais également de comportement de la communauté.

Nous avons essayé d'estimer l'importance relative de la compétition interspécifique pour l'eau et des facteurs abiotiques, sur le déterminisme des structures identifiées. En effet, la survie d'une espèce se situe dans un contexte d'évolution du milieu. Autrement dit, son comportement dans la communauté inclut des traits d'adaptation qui sont liés à l'histoire du milieu (BEGON, HARPER et TOWNSEND, 1986; BLONDEL, 1986). KEDDY (1989) définit la compétition comme étant l'ensemble des effets négatifs qu'un organisme a sur les autres en consommant, ou en contrôlant l'accès à, une ressource dont la disponibilité est limitée.

En savane, les espèces dominantes sont souvent très similaires dans leur type biologique et leur phénologie générale, suggérant un fort recouvrement des niches (SILVA et ATAROFF, 1985). Une attention particulière est portée aux comportements des espèces dominantes de la strate herbacée de chaque communauté. On admet que la "dominance" est une expression des inégalités écologiques, issues des différences, dans les stratégies d'exploitation, entre les espèces coexistantes. C'est l'appropriation d'un espace de niche potentielle de certaines espèces subordonnées par des espèces plus performantes, dans des conditions particulières de l'environnement (Mc NAUGHTON et WOLF, 1970). Elle est mesurée par la contribution des espèces les plus abondantes au recouvrement global de la station.

Les discussions s'appuient sur un certain nombre de théories concernant la compétition, la coexistence et les stratégies d'adaptation des espèces végétales (WHITTAKER et LEVIN, 1977; GRIME, 1977; TILMAN, 1982; KEDDY, 1989). Ces théories sont, en fait, rarement confrontées à l'analyse de communautés naturelles, en particulier des communautés de secteurs à ressources hydriques très limitées.

La diversité des sols entraîne également une différenciation des niveaux de ressources disponibles autres que l'eau. La fertilité chimique du substrat est reconnue comme pouvant être limitante en savane (PENNING DE VRIES et VAN KEULEN, 1982; FROST et *al.*, 1986; WALKER et MENAUT, 1988).

Nous avons essayé de voir de quelle manière ce facteur est susceptible de modifier le jeu compétitif pour la ressource hydrique, en s'intéressant à la végétation en place sur des substrats à fertilités chimiques contrastées (vertisol et sol ferrugineux notamment).

La variation de la structure de l'habitat implique-t-elle également une différenciation des mécanismes d'adaptation ? Au contraire, se traduit-elle seulement par une différenciation de l'échelle à laquelle agissent des mécanismes identiques ? L'émergence des structures spatiales, leur emboîtement et leur aggrégation, varient quand le champ d'observations se déplace à travers différents niveaux d'intégration (GODRON, 1970; WINKEL, 1989). Les mêmes processus dynamiques pourraient avoir des résultats différents à une échelle fixe, seulement du fait de l'hétérogénéité du milieu à cette échelle. Le sol ferrugineux est très hétérogène par rapport au vertisol et au planosol.

Enfin, le milieu étudié est fortement anthropisé depuis plusieurs siècles. L'accroissement récent des interventions humaines a abouti à une disparition des savanes arborées en bon état et une sur-exploitation des groupements pastoraux. L'exploitation actuelle exerce donc une pression croissante sur des écosystèmes qui sont déjà fortement fragilisés et dégradés (PONTANIER *et al.*, 1984). Cette dégradation modifie la disponibilité en eau dans le sol, donc la structure et le fonctionnement des communautés. De quelle manière cette contrainte supplémentaire s'exerce-t-elle sur le biotope ? Bien que cet aspect ne constitue pas le principal sujet de l'étude, les processus de dégradation, liés ou non à l'aridité édaphique, seront abordés. L'étude de la dynamique des communautés végétales devrait permettre de préciser les potentialités de régénération des écosystèmes les plus dégradés, et d'identifier quelques types de sélection exercés par l'exploitation actuelle. Dans cette optique, nous comparons la végétation sur vertisol et sur planosol.

La mise en pratique d'une gestion rationnelle des savanes constitue le souci majeur de la plupart des dirigeants des territoires qu'elles occupent (Inde, Afrique du sud, Amérique du sud, Afrique occidentale, Afrique orientale). Cela nécessite une connaissance approfondie de leur stabilité et/ou de leur fragilité. Nous avons tenté d'apporter quelques éléments de réponse à ces questions.

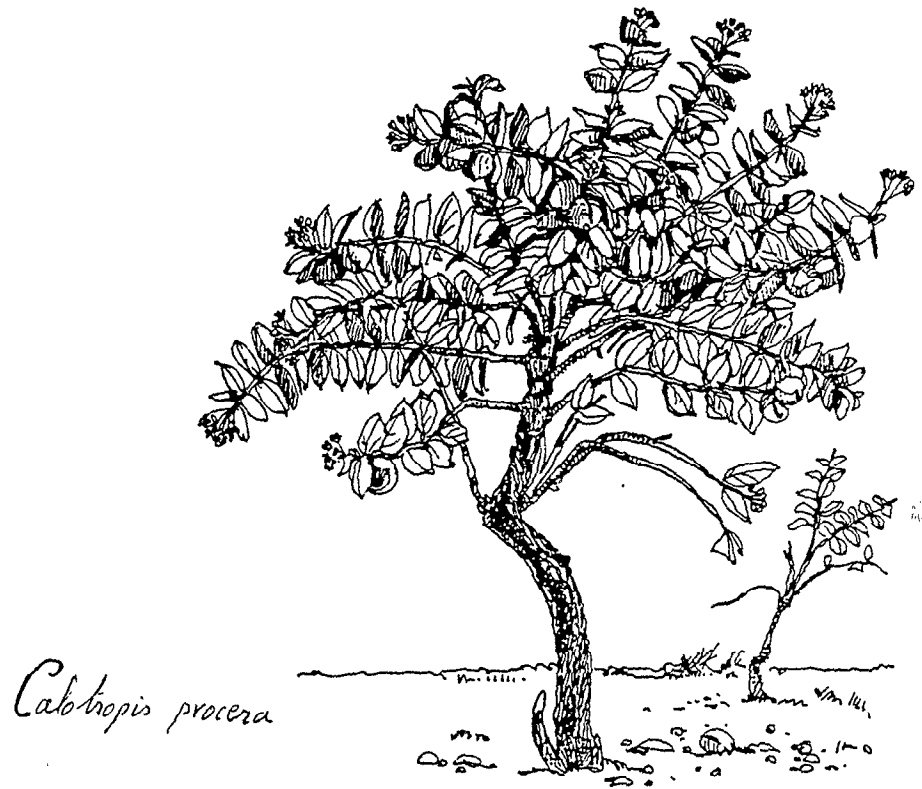
Le troisième chapitre expose les stratégies spécifiques d'utilisation des ressources par les espèces herbacées et quelques espèces ligneuses coexistantes. L'analyse des rythmes phénologiques mettra en évidence les schémas fonctionnels de partage de la ressource hydrique entre les plantes. Elle permettra d'aborder les facteurs qui déterminent les cycles de vie des espèces.

Les résultats sont, là aussi, interprétés en termes de tactiques spécifiques. On cherche à estimer l'importance du facteur hydrique dans le déterminisme des rythmes d'activité des plantes. Enfin, on aborde aussi les aspects de recouvrement de niches et de concurrence (ou de complémentarité) au sein de la strate herbacée, au sein de la strate ligneuse, et entre ces deux strates.

L'impact humain est considéré principalement à travers l'effet du feu sur les phases de reproduction et l'effet de la sur-exploitation, qui accentue l'aridité édaphique, sur le cycle des espèces de la communauté.

Une conclusion générale fait la synthèse des interprétations et discussions développées dans les chapitres précédents.





CHAPITRE I - MATERIEL ET METHODES

1.1. LE SECTEUR D'ETUDE

1.1.1. LOCALISATION, GEOMORPHOLOGIE REGIONALE ET CONTEXTE SOCIO-ECONOMIQUE

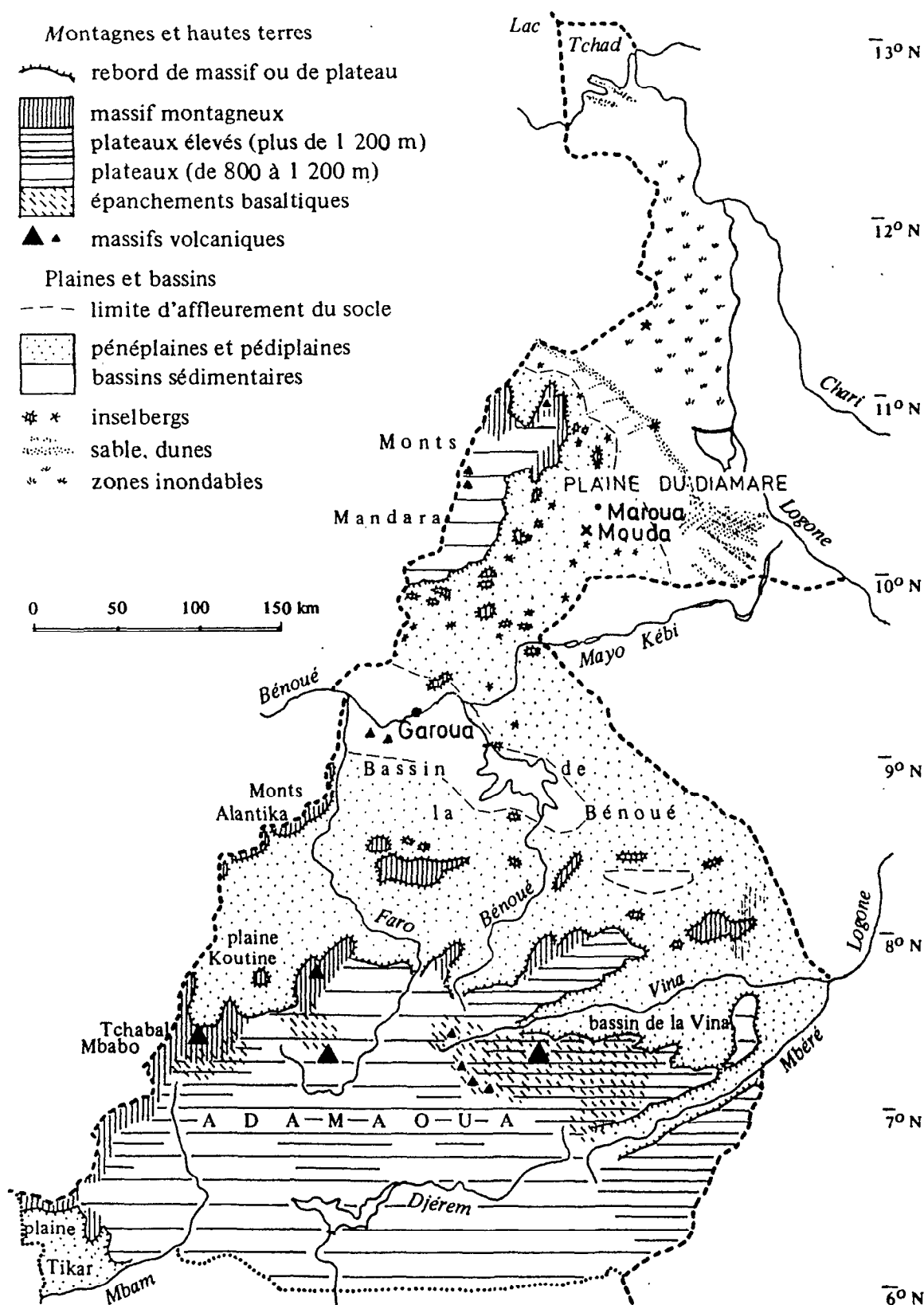
L'expression "Nord-Cameroun", bien que n'ayant jamais eu cours officiellement, est constamment utilisée depuis très longtemps. Elle désigne les régions septentrionales du Cameroun, depuis les hautes terres centrales (plateau de l'Adamaoua) jusqu'au lac Tchad, soit 35 % du territoire national. Ces régions sont comprises entre le 6^{ème} et le 13^{ème} degré nord (figure 1.1).

Du point de vue administratif, en allant du sud au nord, le Nord-Cameroun comprend les provinces de l'Adamaoua, du Nord et de l'Extrême-Nord.

Le secteur d'étude, le bassin-versant de Mouda, se situe dans la province de l'Extrême-Nord; au nord du 10^{ème} parallèle, il est localisé à environ 30 km au sud de Maroua, chef-lieu du département du Diamaré, et à une vingtaine de kilomètres à l'est du 14^{ème} degré de longitude est.

Depuis 1982, le bassin-versant de Mouda constitue un secteur test de recherches multidisciplinaires hydro-pédo-phyto-écologiques. Les activités scientifiques développées se sont focalisées principalement sur la dynamique de l'eau à l'interface sol-plante-atmosphère et sur l'érodibilité des terres (PONTANIER et *al.*, 1984; THEBE, 1987; SEINY-BOUKAR, 1990). Des études sur la dégradation et la régénération de la végétation naturelle, la structure du couvert végétal, la phénologie des espèces, ..., ont également été menées (CCE, 1988) ou sont en cours (IRA, 1990).

Le site est particulièrement intéressant parce que, avec une surface assez restreinte (18 km²), il est représentatif de la diversité des écosystèmes de la partie non inondable de la plaine du Diamaré.



NORD-CAMEROUN : GRANDS TRAITS DU RELIEF. (ROUPSARD, 1987)

x Localisation du site expérimental

Figure 1.1 - Situation géographique du secteur d'étude

La plaine du Diamaré, ou plaine de Maroua, constitue la transition entre la vallée de la Bénoué et la cuvette tchadienne. Le bassin-versant est situé dans la partie camerounaise la plus septentrionale de la vallée de la Bénoué; il présente une grande part des écosystèmes constituant les pédiplaines du nord de cette vallée.

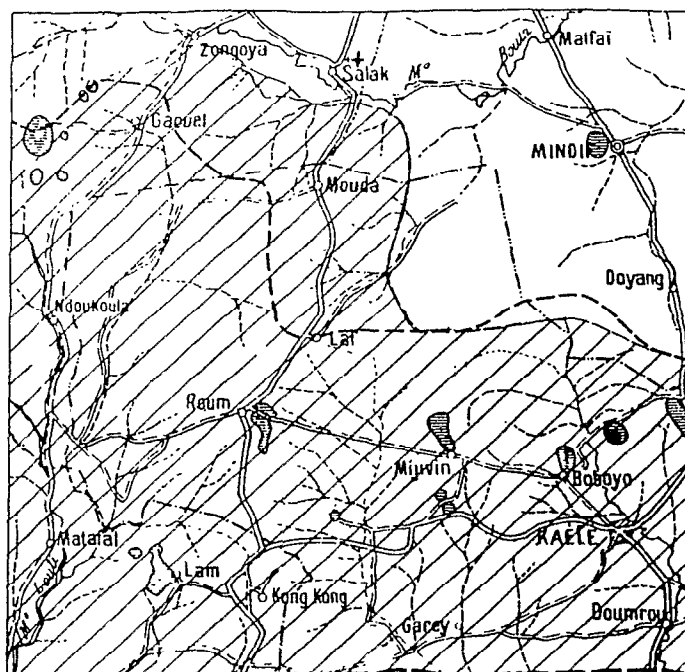
La "surface de la Bénoué" (SEGALEN, 1967) s'étend depuis le pied de la falaise de l'Adamaoua au sud, jusqu'au pied des massifs cristallins des Monts Mandara au nord. D'un point de vue géologique, elle est constituée par des roches cristallines granitiques ou métamorphiques. Elle est issue d'une pénéplainisation de terrains anciens et sédimentaires du Crétacé. Celle-ci s'est accompagnée de puissants dépôts alluviaux quaternaires le long des axes hydrographiques (SEGALEN, 1967; OLIVRY, 1986).

En conséquence, la région est fortement nivelée (la pente moyenne est de 0,2 %), mais présente des massifs granito-gneissiques isolés, à allure d'inselbergs (figure 1.2), dont l'altitude est variable (la dent de Mindif culmine à 707 m).

L'aplanissement global de la région a pour conséquence le faible enfoncement du réseau hydrographique et fait que le drainage local et l'évacuation des eaux de pluies sont souvent médiocres et conduisent à la constitution actuelle de sols hydromorphes (SEGALEN, 1967; OLIVRY, 1986).

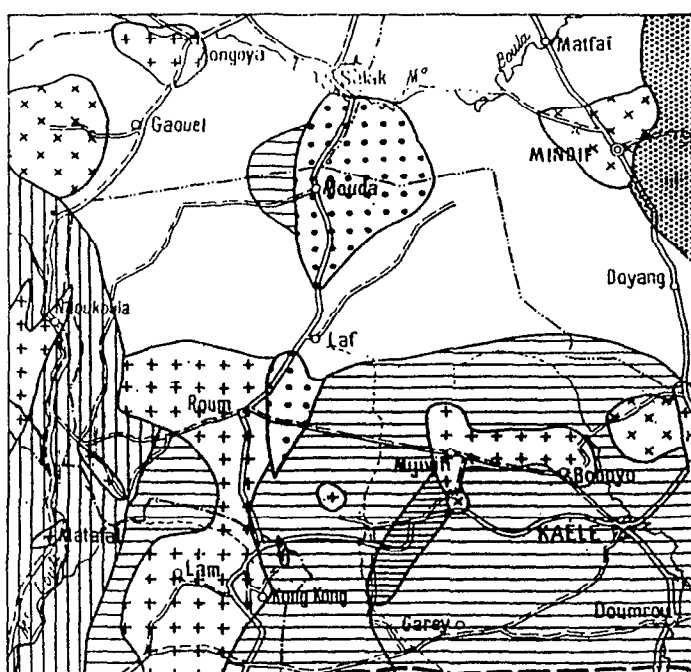
De par leur composition chimique, les roches granitiques, acides et alcalines (sodium), pourront facilement donner naissance à des sols ferrugineux tropicaux; les roches métamorphiques, plus basiques, favoriseront la pédogénèse de type vertisol (MARTIN, 1963).

Localement, la topographie, le réseau hydrographique et l'édaphisme induisent donc une différenciation naturelle de la répartition des ressources pour les plantes.



a - MORPHOLOGIE HYDROGRAPHIE

Inselbergs Pénéplaine Plaine



b - GÉOLOGIE

Roches sédimentaires	Roches métamorphiques
Alluvions argileuses	Micaschistes et gneiss
Sables anciens	Orthogneiss
Roches éruptives	Serie vulcano-sédimentaire de Maroua
Granites discordants	Embréchite
Granites concordants	

Figure 1.2 - Morphologie, hydrographie et géologie des environs de Mouda (MARTIN, 1963)

A cette différenciation naturelle, se superpose une différenciation due aux influences anthropiques, agricoles et pastorales, anciennes et récentes.

En effet, depuis très longtemps, l'occupation humaine est forte dans l'extrême-nord du pays; pourtant, les plaines sont soumises aux aléas de la pluviosité (voir partie 1.1.2.), et les plateaux et massifs des Monts Mandara ont des sols ingrats. ROUPSARD (1987) développe de façon très complète les raisons qui ont fait prévaloir un déterminisme historique de la répartition de la population, à l'encontre du déterminisme géographique.

Néanmoins, si les conséquences sur les ressources naturelles étaient limitées il y a quelques dizaines d'années, les changements démographiques récents, survenus avec la transformation du contexte socio-économique de la région, ont entraîné des déséquilibres écologiques qui mettent en danger la pérennité des écosystèmes naturels dont dépendent les populations pour leur survie.

En effet, autrefois les fortes densités de population s'accompagnaient de l'application de techniques de production capables d'assurer aux habitants l'autosuffisance dans des conditions souvent hostiles. Par exemple, les agriculteurs des Monts Mandara aménageaient les versants en terrasses étroites, retenues par des murets de pierres. Les principes de la conservation des eaux et des sols étaient respectés (PONTANIER et *al.*, 1984). Dans les plaines, le système agraire des Toupouri a su tirer parti des potentialités complémentaires entre les bombements sableux, aux sols légers et cultivables en saison des pluies, et les dépressions argileuses, utilisées pour une production de sorgho repiqué, décalée vers le début de la saison sèche ("mouskwari") (ROUPSARD, 1987).

A l'heure actuelle, avec le développement de cultures spéculatives en plaine, et compte tenu de l'impossibilité technique et financière de développer une agriculture montagnarde rentable, on assiste à une désorganisation de la gestion traditionnelle de l'espace

rural (PONTANIER et *al.*, 1984). Celle-ci se traduit par un abandon (fortement avancé dans certains secteurs) des terroirs montagnards au profit d'une pression accrue, et souvent anarchique, sur les plaines et les plateaux. Cette pression est accentuée par une croissance démographique importante: plus de 2 % chez les Guiziga, ethnie du village de Mouda (ROUPSARD, 1987).

Les meilleures terres étant, en général, depuis longtemps occupées (cultures cotonnières ou vivrières), les migrants sont le plus souvent obligés de défricher et de s'installer sur des terres médiocres. Poussés par un désir de profit immédiat, ils n'investissent plus dans l'aménagement du terroir (fertilisation, amendements, essences de protection et d'ombrage...). Après les avoir épuisées (malgré la pratique de la jachère), ils abandonnent, au bout de quelques années, les terres défrichées et vont s'installer sur d'autres secteurs, où le cycle destructeur recommence.

Le résultat de cette pression humaine est une profonde modification de la végétation naturelle. La majorité du paysage est constituée d'une mosaïque de cultures, de jachères d'âges différents et de milieux dont les niveaux de dégradation sont variables. "L'importance de la population agricole crée un paysage de villages, de hameaux, de cultures, de jachères récentes, de jachères abandonnées,... qui constellent la plaine de Maroua" (LETOUZEY, 1985). Dans les secteurs en jachère, la strate ligneuse est souvent représentée par un taillis, au sein duquel quelques arbres adultes d'espèces particulières, préservées pour leur importance économique, sont disséminés. Autour des villes où la culture est permanente ou, à plus de 10 km, semi-permanente, on peut voir des arbres de grande valeur répartis à peu près régulièrement sur les champs (parcs à *Acacia albida* sur sols fersiallitiques au bas de la colline de Mouda, par exemple). Le feu annuel et la coupe intensive du bois sont des pratiques courantes et permanentes dans le secteur de Mouda.

1.1.2. LE CLIMAT

1.1.2.1. Place du secteur d'étude dans le contexte des grands domaines climatiques tropicaux d'Afrique

Le "Cameroun sec" (OLIVRY, 1986) correspond aux limites géographiques du Nord-Cameroun. Il s'étire sur plus de 5 degrés de latitude et se caractérise par une saison sèche rigoureuse.

Le climat du Nord-Cameroun appartient aux climats tropicaux (TROCHAIN, 1980); les pluies tombent en été et la courbe annuelle des précipitations présente une seule pointe maximale (figure 1.3). L'année est partagée en deux saisons (une saison sèche et une saison des pluies), de durées et d'intensités inégales, en fonction de la latitude; on peut distinguer, du sud au nord, 4 zones climatiques (SUCHEL, 1972; OLIVRY, 1986, voir aussi figure 1.4):

- une zone à climat soudanien à tendance humide, entre les rebords septentrionaux de l'Adamaoua et le parallèle de Rey Bouba ($8^{\circ}42'$); la pluviosité y est comprise entre 1500 et 1800 mm/an;
- une zone soudanienne franche correspondant au bassin de la Bénoué, au sud des Monts Mandara; la pluviosité est comprise entre 1000 et 1500 mm/an;
- une zone soudanienne à tendance sèche qui s'étend entre la cuvette de la Bénoué et le 11^{ème} parallèle; la pluviosité est comprise entre 700 et 1000 mm/an;
- une zone sahélienne, entre le 11^{ème} et le 13^{ème} parallèle environ, dont la pluviosité est comprise entre 300 et 700 mm/an;

Le bassin-versant de Mouda appartient à la 3^{ème} zone. Le climat est de type soudanien à tendance sec, ou climat soudano-

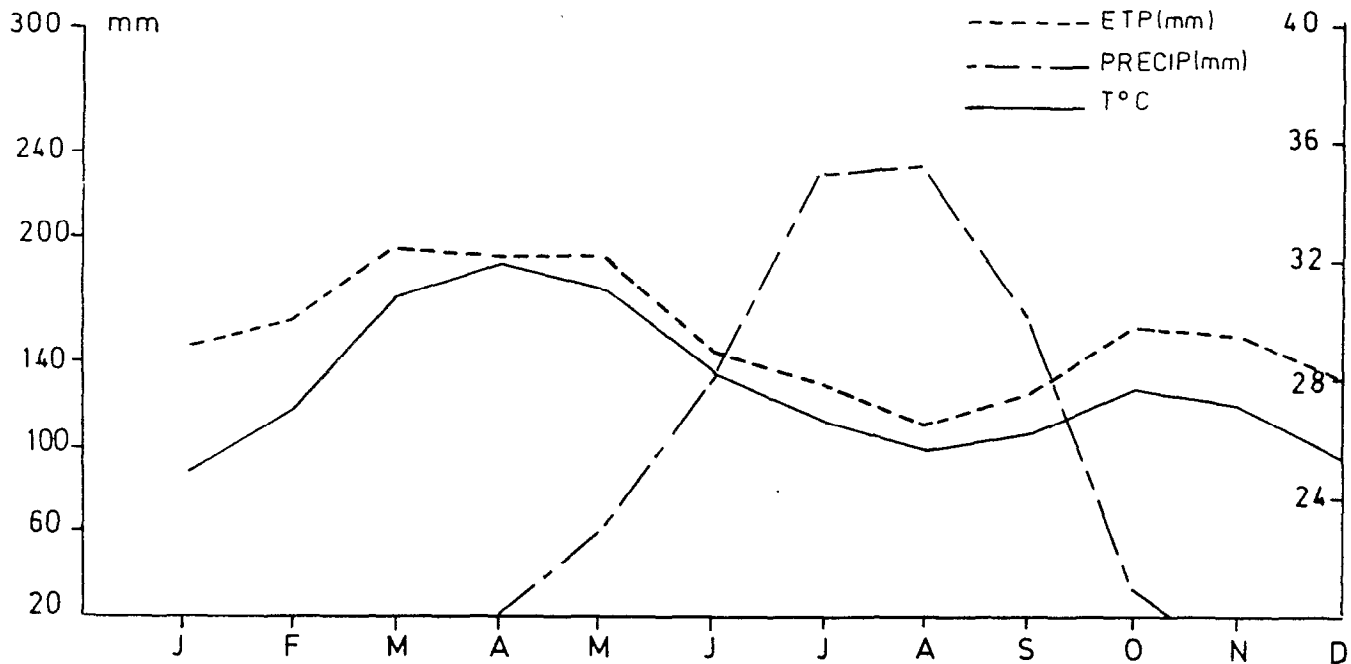


Figure 1.3 - Caractéristiques climatiques de Maroua-Salak
(d'après un tableau de PONTANIER et al., 1974)

Tableau 1.1 : Caractéristiques climatiques principales de la région de MAROUA-SALAK (d'après SUCHEL, 1972 ; météo, in PONTANIER et al., 1974 et OLIVRY, 1986)

	Température °C			Pluies mm	Evaporation mm			Déficit hydrique (P-ETP) mm	Humidité relative moyen de l'air %
	Max	Min	Moy		Piche	Colorado	ETP T _{uwc}		
J	32,7	16,9	29,9	0	466	233	147	- 147	24,5
F	35,3	18,6	27,0	0	541	252	160	- 160	19,5
M	38,5	22,3	30,8	3	628	316	194	- 191	17,5
A	39,2	24,9	31,9	22	510	351	190	- 168	32,5
M	37,6	24,3	31,0	63	394	285	190	- 127	50
J	34,0	22,2	28,2	131	213	195	145	- 14	71
J	31,6	21,7	26,6	229	136	161	130	+ 99	75
A	30,0	21,2	25,6	233	89	124	110	+ 123	81
S	31,5	20,9	26,2	161	92	132	125	+ 36	78,5
O	34,6	20,5	27,7	33	230	186	156	- 123	60
N	35,1	19,0	27,1	0	383	249	153	- 153	36
D	33,6	17,1	25,3	0	436	254	132	- 132	29
An			27,7	875	4118	2738	1832	- 957	48

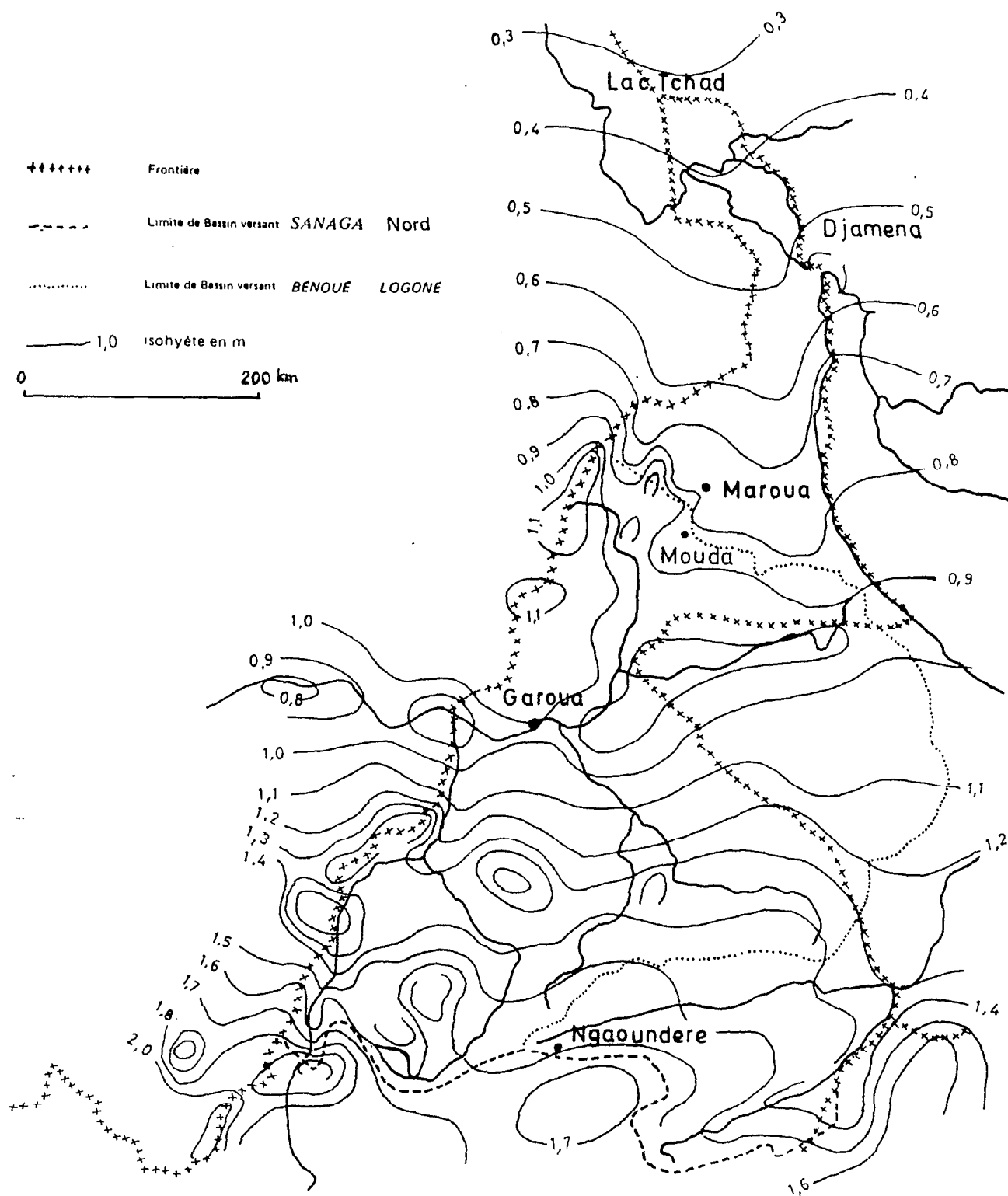


Figure 1.4 - Esquisse des isohyètes annuelles du Nord-Cameroun (OLIVRY, 1986)

sahélien. La saison sèche dure à peu près 7 mois, dont 5 avec une pluviosité nulle. Juillet et août concentrent plus de 50 % des pluies (460 mm en moyenne pour ces deux mois) mais le mois de septembre est encore assez arrosé.

Selon la classification de TROCHAIN (1980), le climat correspond à un bioclimat sec (saison sèche plus longue que la saison des pluies), semi-aride (sub-aride) ou à régime tropical accentué; cela correspond à une quantité annuelle de pluies comprise entre 500 et 800 mm et une durée de la saison sèche comprise entre 7 et 9 mois.

Selon la carte de la répartition mondiale des régions arides proposée par l'Unesco (1977), le secteur d'étude se situe dans l'aire semi-aride à sécheresse d'hiver dominante ($0,20 < P/ETP \text{ Penman} < 0,50$ puisque $P/ETP \text{ Penman} = 0,44$ à Maroua), à hiver chaud (température moyenne du mois le plus froid comprise entre 20 et 30 °C, puisque la température moyenne du mois de janvier est égale à 24,9 °C), à été très chaud (moyenne des températures du mois le plus chaud supérieure à 30 °C puisque celle du mois d'avril est égale à 32,3 °C) et à 7 mois de saison sèche au sens d'AUBREVILLE (moins de 30 mm/mois) (PONTANIER et *al.*, 1984).

La figure 1.3 et le tableau 1.1 donnent les principales caractéristiques du climat dans le secteur d'étude. Les informations proviennent de la station météorologique de Maroua-Salak, la plus proche du bassin-versant de Mouda (10°28 de latitude nord, 14°15 de longitude est).

1.1.2.2. Le caractère particulier des précipitations

Les précipitations sont caractérisées, dans la plupart des cas, par des orages et des vents violents. Ce sont des "pluies de perturbation" (OLIVRY, 1986), provenant de systèmes orageux organisés en "ligne de grains". De violentes rafales de vent d'Est précèdent la pluie qui s'abat brutalement. C'est ce que le langage commun nomme "tornado" en Afrique inter-tropicale.

Lorsque les perturbations surviennent au nord du FIT (Front Inter-Tropical), il n'y a pas de pluie mais des "grains de poussière" ou "tornades sèches" qui annoncent cependant l'arrivée imminente des premières pluies.

La violence des précipitations influence les disponibilités hydriques globales pour les plantes, en réduisant l'infiltration de l'eau dans le sol. De plus, elle provoque un ruissellement et une érosion des sols d'autant plus forte que ceux-ci sont fragilisés par une exploitation intense et une réduction importante du couvert végétal.

La répartition statistique des pluies annuelles, mensuelles et journalières de Maroua-Salak est décrite dans les tableaux 1.2, 1.3 et 1.4. La figure 1.5 reproduit la droite de Henry correspondant à une distribution normale des précipitations annuelles.

La répartition statistique des pluies mensuelles montre que le caractère sec, qui définit la région, tient davantage à la longueur de la saison sèche et à l'irrégularité des précipitations qu'à la faiblesse des quantités annuelles de pluie.

La pluviosité moyenne sur 18 années relevées à Maroua-Salak est de 877 mm par an (tableau 1.2). La végétation bénéficie donc d'un apport d'eau relativement abondant, par rapport aux régions sahéliennes typiques, mais sur une période restreinte.

La variabilité des quantités annuelles de pluie (coefficient de variation, $CV = 0,140$) conditionne la dynamique pluri-annuelle de la végétation. Juillet apparaît comme un mois de plus grand aléa pluviométrique avec une variation inter-annuelle des précipitations maximale en valeur absolue (Ecart-type, $ET = 70,7$); mais il constitue, avec le mois d'août, les deux mois les plus arrosés de la saison, à une période où la végétation est déjà installée.

A l'échelle saisonnière, l'irrégularité des premières précipitations reçues est plus significative encore (tableau 1.3). Celle-ci détermine le

Tableau 1.2 : Répartition statistique des pluies annuelles à MAROUA-SALAK (OLIVRY, 1986)

Nb an.	P max	P med	P min	ET	Années humides		Année moy.	IC +/-95%	Années sèches		C _v
					T=20 ans	T=10 ans			T=10 ans	T=20 ans	
18	1119	850	617	123	1085	1040	877	61	719	678	0,140

Tableau 1.3 : Répartition statistique des pluies mensuelles à MAROUA-SALAK (OLIVRY, 1986)

Moy = Valeur moyenne
 Q1 = Quartile supérieur
 Q3 = Quatile inférieur
 ET = Ecart Type
 CV = Coefficient de Variation

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Moy	0	0	3,7	20,6	62,9	134,3	215,9	241,3	156,9	30,1	0,35	0
Q1	0	0	0,7	34,7	74,8	171,9	242,1	265,3	185,4	40,4	0	0
Q3	0	0	0	5,7	32,5	85,3	159,4	192,8	27,5	5,3	0	0
ET	0	0	7,4	15,8	34,0	59,6	70,7	69,4	52,4	28,9	1,4	0
C _v	-	-	2,0	0,77	0,54	0,44	0,33	0,29	0,33	0,96	4	-

Tableau 1.4 : Période de retour de quelques averses journalières (en mm) à MAROUA-SALAK (OLIVRY, 1986)

1 an	2 ans	5 ans	10 ans	20 ans	50 ans	100 ans
65	76	91	105	117	130	146

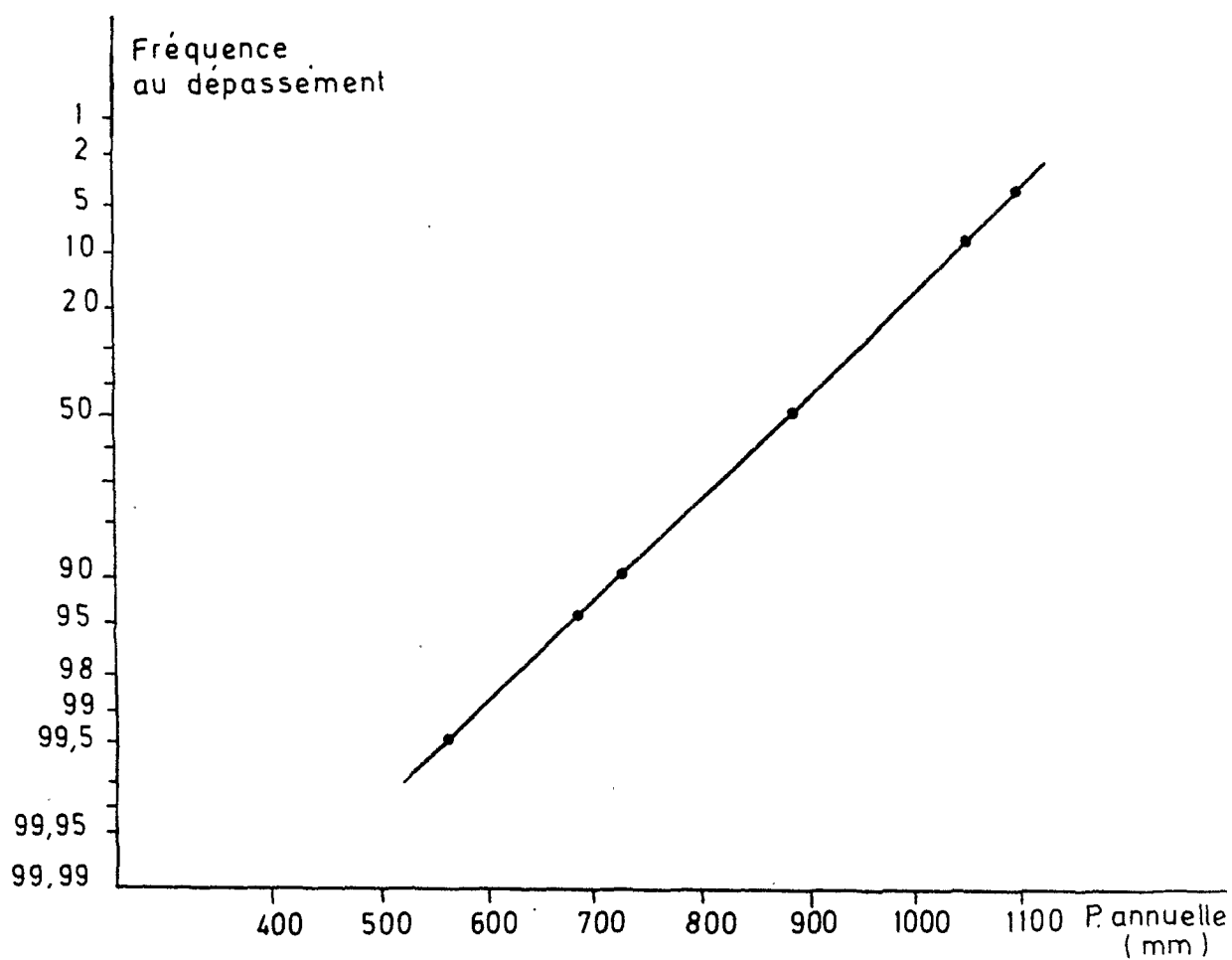


Figure 1.5 - Distribution normale des précipitations annuelles de Maroua-Salak (OLIVRY, 1986)

schéma annuel d'installation des communautés végétales. En plus des faibles valeurs moyennes mensuelles des pluies en début de saison (de mars à mai), leur irrégularité est très grande en valeur relative (Coefficient de variation, $CV = 0,54$ pour le mois de mai).

1.1.3. CARACTERISTIQUES DES SOLS DES TROIS STATIONS

La figure 1.6 représente la répartition des sols de part et d'autre du Mayo Mouda.

PONTANIER et *al.* (1984) et SEINY-BOUKAR (1990) ont décrit et commenté la structure de la couverture pédologique du bassin-versant de Mouda, constituée essentiellement de deux toposéquences. Ils se sont basés sur les caractères morphologiques, macroscopiques et analytiques des sols. Nous résumons ici leurs conclusions, afin de situer les stations dans leur contexte pédogénétique.

1.1.3.1. Toposéquence Est:

Cette séquence est constituée de la colline à roches vertes basiques, d'un glacis à sol fersiallitique, d'un vertisol modal, d'un vertisol dégradé et de deux hardés⁽¹⁾, l'un à faciès planosolique, l'autre à faciès régosolique.

Deux des stations appartiennent à cette séquence. Il s'agit de la station sur vertisol modal (SV) et de la station sur hardé à faciès planosolique (SH, figure 1.6).

(1) "**hardé**" est un terme fulfuldé (langue peuhl) communément admis dans le jargon des pédologues ayant travaillé au Cameroun. Il regroupe des sols variés du point de vue pédologique, mais possédant un caractère agronomique commun: la stérilité ou l'improductivité (GUIS, 1976). La définition de GAVAUD (1971) semble faire l'unanimité: **sol improductif dans le système agronomique traditionnel, à aspect de surface particulier, présentant une végétation arbustive contractée avec des plages nues et localement des touffes d'herbacées antérieures ou postérieures à une accumulation de sable éolien, une érosion aréolaire, une surface dure et de couleur claire.**

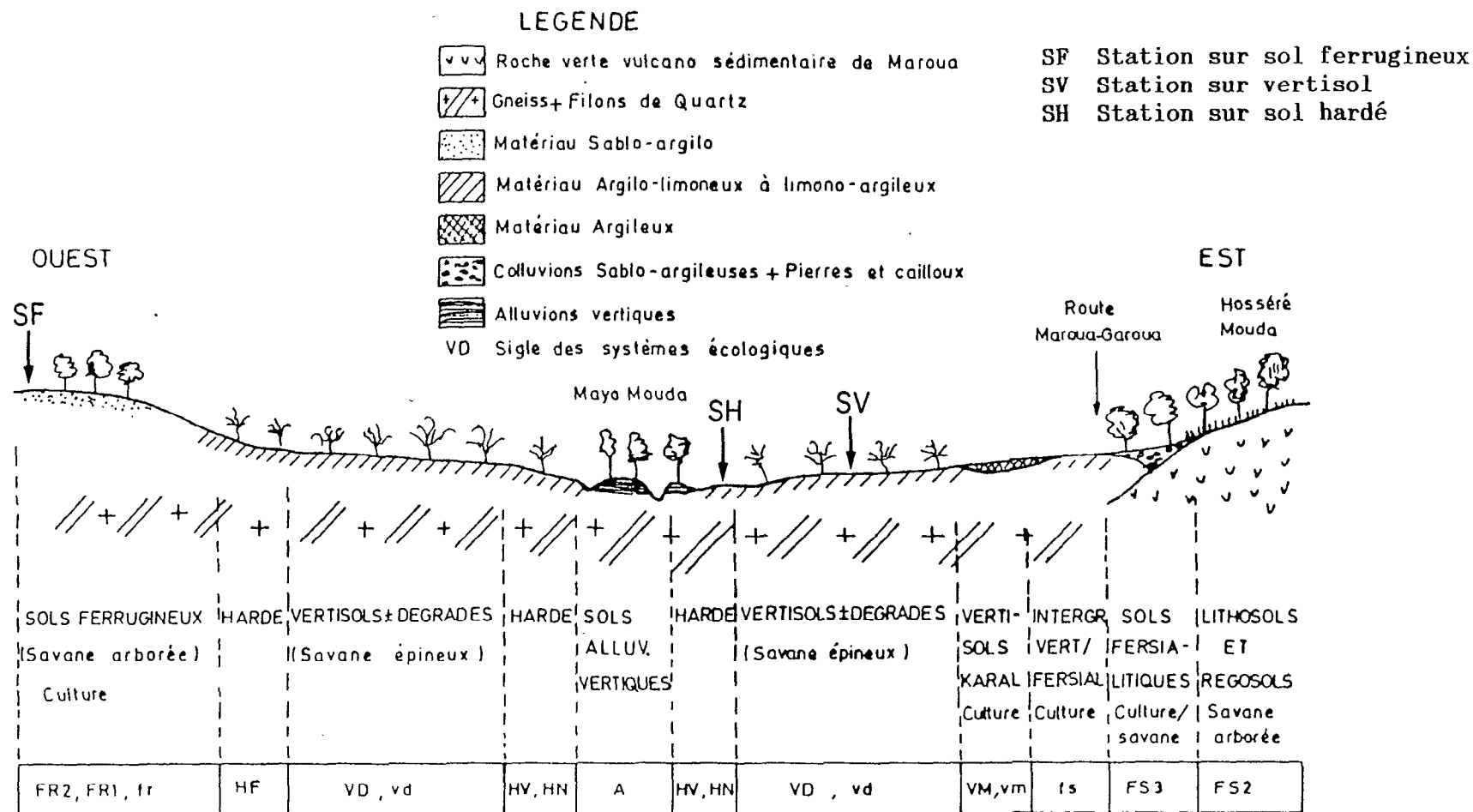


Figure 1.6 - Répartition schématique des systèmes écologiques de Mouda (coupe) (d'après PONTANIER et al., 1984)

Les sols fersiallitiques, qui se situent à l'amont du glacis, bien drainé, se caractérisent par une abondance de calcium sur leur complexe absorbant; on retrouve cet élément en milieu confiné dans les vertisols, sous forme de nodules calcaires indurés, et dans les autres types de sols de la séquence: vertisols dégradés et hardés. Les processus de dégradation sont liés à l'action de l'homme et du climat; la dégradation des vertisols est d'abord d'origine anthropique; celle-ci conduit à des compactions et des disfonctionnements hydriques. Puis elle est relayée par l'érosion hydrique dont les décapages successifs aboutissent à l'affleurement des horizons profonds à nodules calcaires (hardé régosolique).

a) Le vertisol modal:

Le vertisol en bon état, ou vertisol modal, se caractérise par une teneur en argile variant de 40 à 45 %, constante dans tout le profil (tableau 1.5). Le pH, proche de la neutralité (7-7,5), et le faible taux de matière organique (0,75-0,85 %) sont également peu variables sur toute l'épaisseur du sol. La capacité d'échange cationique (CEC ou T) est de l'ordre de 35 méq./100 g de terre, soit 70 meq./100 g d'argile. Le calcium est l'élément dominant du complexe absorbant et représente 60 à 80 % des cations totaux.

En surface, ce sol présente, en saison sèche, des fentes de retrait (2-3 cm de large, disposées en réseau polygonal allant jusqu'à un mètre de profondeur pendant la période sèche) et un relief "gilgai" caractéristiques. Les fentes constituent la macroporosité du sol et délimitent des unités structurales grossières à faible porosité (micropores), compactes à l'état sec et à densité apparente élevée (1,6). Par conséquent, le ruissellement est moyen ou fort, selon que le sol est saturé en surface ou non. L'érosion y est faible. L'épaisseur relativement grande de ces sols (plus de 160 cm), et la dominance d'argiles gonflantes, leur confèrent une capacité d'absorption et de rétention d'eau élevée (figure 1.7); la réserve en eau utile (R.U.) est de l'ordre de 180 mm pour 80 cm d'épaisseur.

Tableau 1.5 : Caractéristiques analytiques des vertisols modaux de MOUDA (SEINY-BOUKAR, 1990)

S = Somme de bases échangeables
T = Capacité d'échange cationique
S/T = Taux de saturation en bases

Profondeur (cm)	Granulométrie (%)				Bases échangeables							pH	Matières Organiques (%)
					(%)						Meq/100 g		
	A	L	Sf	Sg	Ca	Mg	K	Na	S	T	S/T		
0 - 2	45,6	17,4	35,0	2,1	74,5	22,8	2,2	0,5	32,6	33,9	96,2	6,4	0,85
2 - 50	44,1	17,7	34,1	4,1	77,9	19,4	1,0	1,6	34,3	35,6	96,3	7,2	0,87
50 - 70	44,7	17,8	34,9	2,6	74,6	20,6	1,2	3,6		34,6		7,7	0,87
70 - 130	46,5	18,4	31,6	3,5	70,5	22,4	1,3	5,8		35,7		7,5	0,75

Tableau 1.6 : Caractéristiques analytiques des sols hardés à faciès planosolique de MOUDA (d'après les fiches analytiques de l'IRA-N'KOLBISSON, 1987)

Profondeur (cm)	Granulométrie (%)				pH	Matières Organiques (%)	C/N
	A	L	SI	Sg			
0 - 0,5	14,5	39,5	36,9	8,5	4,43	1,19	23,0
0,5 - 10	18,5	17,3	53,8	8,5	4,18	1,26	36,5
10 - 40	37,3	15,6	33,8	10,4	4,95	0,98	28,5
40 - 70	43,0	16,0	30,8	4,0	6,45	0,76	22,0
70 - 120	46,8	28,0	16,1	3,2	7,31	0,62	36,0

Tableau 1.7 : Caractéristiques analytiques des sols ferrugineux tropicaux de MOUDA (SEINY-BOUKAR, 1990)

S = Somme de bases échangeables
 T = Capacité d'échange cationique
 S/T = Taux de saturation en bases

Profondeur (cm)	Granulométrie (%)				Bases échangeables							pH	Matières Organiques (%)
					(%)						Meq/100 g		
	A	L	Sf	Sg	Ca	Mg	K	Na	S	T	S/T		
0 - 10	8,0	6,5	53,6	31,9	75,6	20,5	3,9	0,0	4,9	6,6	74,2	5,8	1,45
10 - 20	13,9	7,0	40,1	39,0	70,0	25,5	4,5	0,0	3,3	6,5	50,9	5,3	1,05
20 - 35	13,1	4,8	25,2	57,0	49,5	17,7	2,8	0,0	4,9	6,3	78,8	5,1	0,79
35 - 70	20,7	7,4	24,9	47,1	73,7	22,6	3,7	0,0	5,2	8,6	60,4	5,2	0,64
70 - 100	28,3	8,9	30,6	32,2	68,7	26,9	4,9	0,0	6,5	8,7	75,0	5,3	0,52
100 - 150	21,8	9,3	24,2	44,7	64,7	29,0	5,7	0,8	5,8	7,3	79,5	5,3	0,28

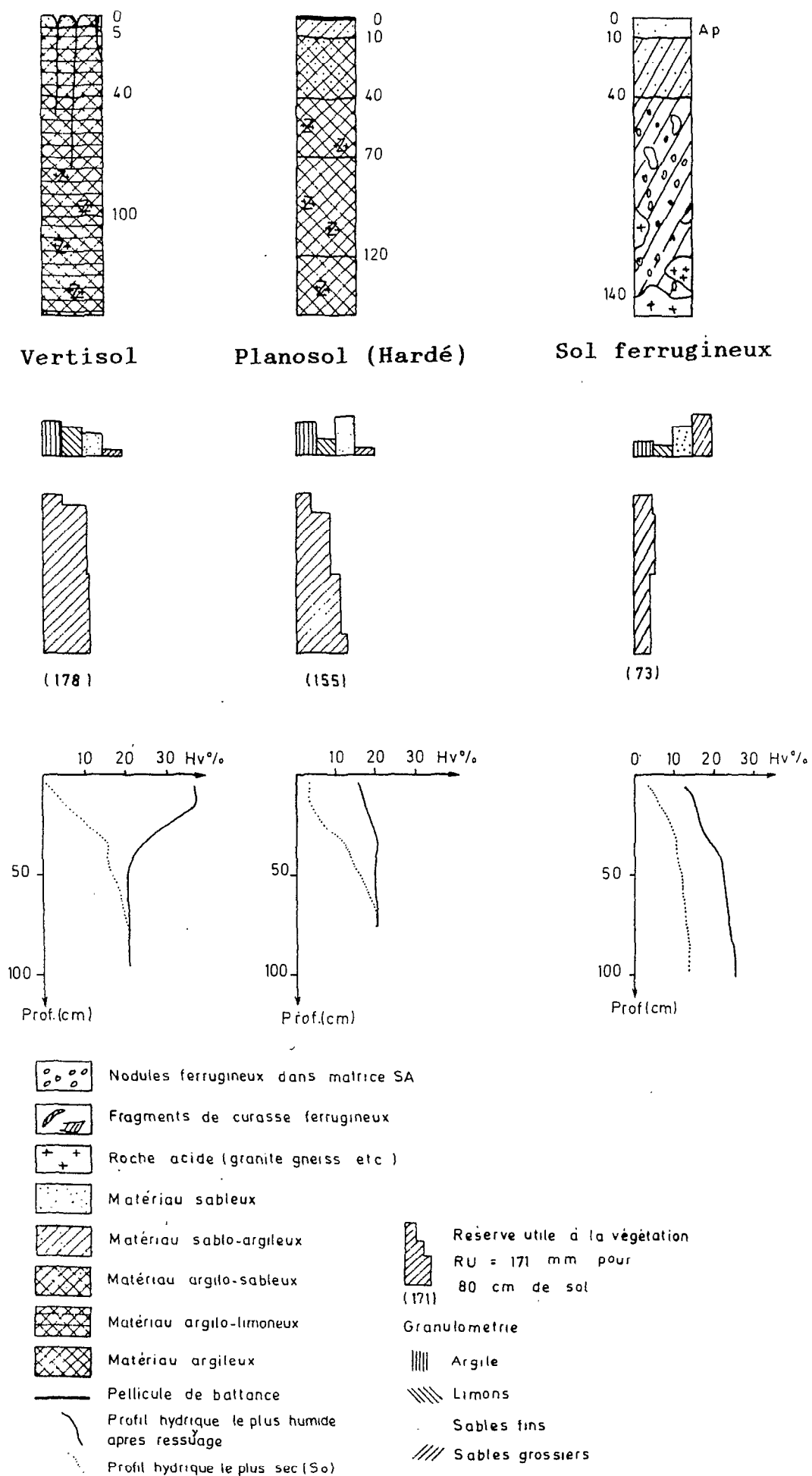


Figure 1.7 - Caractéristiques physico-hydrauliques des trois sols les plus représentés au Nord-Cameroun (SEINY-BOUKAR, 1990).

Les vertisols comptent parmi les sols potentiellement les plus fertiles des régions tropicales (AUBERT et BOULAINÉ, 1980). Cependant, malgré une fertilité chimique élevée (tableau 1.5), leurs propriétés physiques sont le plus souvent défavorables à la végétation, en raison des quantités excessives d'argiles gonflantes. Leur profil passe rapidement, suivant les saisons, de conditions d'hydromorphie, accentuées par l'engorgement complet des pores capillaires, à une dessiccation très forte. Toutes les propriétés morphologiques, physiques, biochimiques et minéralogiques des vertisols s'expliquent par ces contrastes saisonniers très marqués du pédoclimat (DUCHAUFOR, 1977; AUBERT et BOULAINÉ, 1980; PONTANIER et *al.*, 1984; BRABANT ET GAVAUD, 1985; SEINY-BOUKAR, 1990).

Pour avoir une idée de la représentativité de la station sur vertisol, on peut la rattacher à l'unité cartographique N°29 de BRABANT et GAVAUD (1985). Cette unité correspond à "des vertisols à pédoclimat sec, associés à des sols fersiallitiques". Elle occupe une surface atteignant 150 km de large, entre la cuvette tchadienne et les massifs et pédiments des Mandara-Kapsiki, depuis Mora au nord, jusqu'à Bidzar au sud. Sa superficie atteint 172 100 ha dont 3 900 ha très érodés et 80 170 ha variablement dégradés.

b) Le sol hardé:

Le sol hardé, à faciès planosolique issu du vertisol, se caractérise par la présence d'une pellicule de battance argilo-sableuse généralisée, de quelques millimètres d'épaisseur. Sous celle-ci s'observent de nombreux pores vésiculaires. La profondeur atteinte par la dégradation dépasse parfois 20 cm. Cette tranche de sol présente une structure détruite (structure massive), sans pore ni activité biologique. Dans cet horizon superficiel, quelques fentes verticales discrètes semblent délimiter parfois des unités structurales qui pourraient devenir des colonnettes car elles sont souvent coiffées de sable fin. La teneur en argile est faible en surface (14,5 %, tableau 1.6). Le contact entre ces deux horizons distincts est parfois net, rectiligne et matérialisé par un horizon fin à sable blanc éluvié, d'où le caractère

planique que certains auteurs attribuent à ces sols. Les nodules calcaires apparaissent à une plus faible profondeur que dans le vertisol modal (40-50 cm, figure 1.7). En dessous, se situe un horizon où les caractères vertiques sont toujours reconnaissables. Le pH est acide en surface (4 à 5).

Ces sols sont le siège d'une érosion en nappe. L'infiltration des eaux de pluies est également faible (20 à 50 % de la pluie), mais on pourrait s'attendre à une R.U. encore moins importante, de par la forte proportion de sable (R.U. = 60 mm / 40 cm). Cependant, le niveau argileux vertique apparaît dès 15-20 cm de profondeur (figure 1.7), et confère à la majorité du profil une meilleure capacité de rétention de l'eau qu'en surface (R.U. = 7,5 mm sur les 10 premiers centimètres).

La "stérilité" de ces sols est due à l'absence de pénétration de l'eau, à cause de la pellicule de battance qui le recouvre et de la compacité de l'épipédon. Cette fine pellicule est presque totalement imperméable en conditions de pluies naturelles. Selon STROOSNIJDER (1982) et STROOSNIJDER et HOOGLMOED (1984), il y aurait deux raisons à la présence de cette croûte et à son maintien. La première est la présence d'algues microscopiques à la surface du sol, liée à sa texture. Un taux élevé de limons et de sables très fins semble constituer une condition idéale pour leur prolifération. Ces algues produisent un lacis de fibrilles reliant entre elles les particules du sol, avec pour conséquence la formation d'une croûte de surface qui est résistante à l'infiltration, non seulement physiquement, mais également par hydrophobie. Les pluies trop petites pour mouiller cette croûte ou la casser, ruissellent donc. Cette répulsion pour l'eau serait due aux produits de détérioration des algues et des filaments morts. Ce phénomène a été étudié en détail au ranch de Niono (Mali) par RIETVELD (1978). Les résultats ont montré que l'infiltration est retardée au début d'une pluie, et qu'après 5 à 10 minutes, l'effet d'hydrophobie disparaît. Cependant, la vitesse d'infiltration est encore basse à cause du colmatage physique de la surface. Ce serait la deuxième cause de formation de la croûte. Ce colmatage se produirait surtout sous l'influence de pluies battantes de

grande intensité. L'énergie cinétique des pluies suffirait à séparer les grains en surface. Le phénomène est d'autant plus marqué que le taux de matière organique du sol est bas, en liaison avec le faible recouvrement de la végétation.

On voit ici comment une dégradation poussée conduit à une aridification édaphique du milieu (FLORET et PONTANIER, 1984). En l'absence d'un couvert végétal en bon état et d'un horizon superficiel organique du sol bien structuré, les eaux s'infiltrant mal, le ruissellement et la part de l'évaporation du sol à l'évapotranspiration réelle s'accroissent. Enfin, l'érosion conduit à une diminution du stockage de l'eau dans le sol (diminution de la réserve utile quand on passe du vertisol au hardé).

Afin de donner une idée de la représentativité de la station sur hardé, on notera que BRABANT et GAVAUD (1985) ont regroupé l'ensemble des hardés d'origines diverses dans l'unité cartographique N°29. En 1985, celle-ci regroupait 886 500 ha ! Cette surface continue d'augmenter dangereusement de nos jours.

1.1.3.2. Toposéquence Ouest:

Cette toposéquence comprend les sols ferrugineux à concrétions, situés sur le plateau dominant le versant ouest du bassin-versant, et les sols hardés sur matériau ferrugineux.

La troisième station est située sur le sol ferrugineux à concrétions (SF, figure 1.6).

Le matériau originel est un gneiss à filons de quartz.

Morphologiquement, les sols ferrugineux de Mouda présentent une homogénéité d'ensemble, par leur couleur rouge vif et leur structure peu développée. La texture est à dominance sablo-argileuse, avec la présence d'un horizon argileux en profondeur (figure 1.7 et tableau 1.7). On peut y voir, par endroits, des blocs et dalles de cuirasse très épaisse. La teneur en argile passe de 8-13 % en surface à

20-28 % dans l'horizon B médian. La CEC varie de 6 à 9 méq./100 g de terre, soit 25-30 méq./100 g de la fraction minérale. La matière organique (1,45 % en surface) décroît rapidement en profondeur, et tamponne peu le pH qui reste à peu près constant (5,8 en surface; 5,3 en profondeur). Le cation dominant est le calcium.

Malgré une rugosité en surface, due à l'épandage de gravillons ferruginisés et de cailloux, le ruissellement moyen y est de 20 % environ. L'érosion est moyenne et la réserve d'eau utile est faible (40 mm dans les 40 premiers centimètres de profondeur et 73 mm dans les 80 premiers centimètres).

La station appartient à l'unité cartographique N°18 de BRABANT et GAVAUD (1985), qui couvre une superficie totale de 562 260 ha. L'unité est dominante dans la partie médiane et méridionale du bassin de la Bénoué.

La mise en culture, le parcours et les feux de brousse ont fragilisé le matériau ferrugineux du plateau, provoquant un colluvionnement. Ce matériau "détritique" s'est accumulé en bas de pente et a donné un sol hardé, dont l'héritage ferrugineux n'est reconnaissable que par la nature et la couleur du matériau qui le constitue. Ce sol hardé se caractérise par une surface glacée, à épandage irrégulier de gravillons et cailloux ferruginisés, à pellicule de battance bien développée et recouverte localement par un voile sableux fin. Ces sols se situent en pente faible (1 à 3 %) et s'étendent jusqu'au contact des vertisols modaux ou dégradés, dont ils sont séparés par un bras de rivière.

1.1.4. LA VEGETATION

1.1.4.1. le contexte phytogéographique régional

Selon la classification de WHITE (1983), le bassin-versant de Mouda se situe au nord du centre d'endémisme régional soudanien (tableau 1.8).

Tableau 1.8 - Situation du secteur d'étude au sein des grands domaines phytogéographiques

LETOUZEY (1985)	WHITE (1983)
<u>REGION SOUDANO-ZAMBEZIENNE</u>	
Domaine sahélien	
Secteur sahélien <—————	> <u>ZONE DE TRANSITION REGIONALE SAHELIENTE</u>
Secteur sahélo-soudanien <—————	
—————10ème PARALLELE—————	
Domaine soudanien	> <u>CENTRE D'ENDEMISME REGIONAL SOUDANEN</u>
Secteur soudano-sahélien <—————	
Secteur médio-soudanien <—————	
Secteur soudano-guinéen d'altitude <—————	> <u>ZONE DE TRANSITION REGIONALE GUINEO-CONGOLAISE/SOUDANENNE</u>

Cet auteur fait remarquer, qu'à part quelques forêts marécageuses et quelques forêts galeries, il n'existe pas de vraie forêt dans ce domaine (en dehors de la zone d'influence guinéo-congolaise à l'extrême sud). Cependant, des auteurs tels que KEAY (1949), AUBREVILLE (1950) et CHEVALIER (1951) ont suggéré que le climax originel, avant que la région ne devienne densément peuplée, était constitué par de la forêt sèche. Si l'on se réfère aux réserves forestières du secteur d'étude (Gokoro, Laf et Zamay), le couvert arboré y est effectivement beaucoup plus dense qu'aux alentours, bien qu'elles continuent d'être pâturées et que le feu puisse s'y propager accidentellement. Il est difficile de se rendre compte de l'évolution spontanée que pourrait avoir la végétation de la région, si elle était soumise à une mise en défends rigoureuse.

Comme le note LETOUZEY (1985), le domaine phytogéographique sahélien au Cameroun s'étend du lac Tchad au nord et atteint "à présent" le 10^{ème} parallèle. L'action humaine a manifestement contribué, depuis plusieurs siècles, à la propagation d'espèces caractéristiques - essentiellement épineuses - vers le sud.

Située dans la partie la plus méridionale de l'ensemble des "steppes à épineux" du secteur sahélo-soudanien (LETOUZEY, *op. cit.*), la végétation de Mouda est en réalité constituée à la fois d'éléments sahéliens et d'éléments soudaniens. Elle présente donc un double intérêt, de par sa position de jonction entre les deux domaines (soudanien et sahélien), et de par sa dégradation en cours.

L'analyse des sensibilités à la dégradation, et des potentialités de régénération des secteurs les moins dégradés, est primordiale pour la constitution d'un plan d'utilisation durable des ressources naturelles. Les secteurs ayant atteint un niveau de dégradation ultime ne présentent plus d'intérêt; ils sont, pour la plupart, d'une stabilité telle que le coût d'une éventuelle réhabilitation dépasse largement les possibilités matérielles du pays. En revanche, les secteurs encore particulièrement sensibles à la dégradation doivent faire l'objet d'une attention privilégiée. Ce sont, en général, des milieux encore peu

perturbés, qui constituent le seul potentiel de régénération des ressources exploitées.

1.1.4.2. Place des stations étudiées au sein des systèmes écologiques du bassin-versant de Mouda

Dans le cadre du travail pluri-disciplinaire (hydrologie, pédologie et botanique) déjà mentionné, une caractérisation des systèmes écologiques du bassin-versant de Mouda a pu être réalisée (CCE, 1988). La carte présentée dans la figure 1.8, dont la notice est le tableau 1.9, constitue la synthèse de ce travail.

Sur le bassin-versant, ont été reconnus quinze systèmes écologiques, regroupés en quatre secteurs écologiques (au sens de LONG, 1974). A l'intérieur des secteurs écologiques, chaque système écologique représente un état de dégradation donné par rapport au groupement initial.

Les trois stations se situent sur trois systèmes écologiques, aux caractéristiques très différentes:

1) UNE JACHERE PLUS OU MOINS ANCIENNE SUR VERTISOL MODAL (station sur vertisol, VM1); il s'agit d'une savane arbustive, dont la plupart des ligneux sont des épineux, et qui évolue assez rapidement malgré la coupe intempestive des arbustes (bois de feu et pâturage).

La végétation est caractérisée par l'absence d'une strate arborée nette. Elle est dominée par des ligneux bas tels que : *Acacia seyal* (fortement dominant), *Acacia hockii*, *Piliostigma reticulata* et des *Combretum* divers. A ces espèces, s'ajoute par endroits *Anogeissus leiocarpus*, qui dépasse rarement 2-3 m de hauteur. Plus bas, on note la présence de *Lannea humilis* qui ne dépasse pas 2 m de hauteur.

CARTE DES SYSTÈMES ÉCOLOGIQUES DE MOUDA (CAMEROUN)

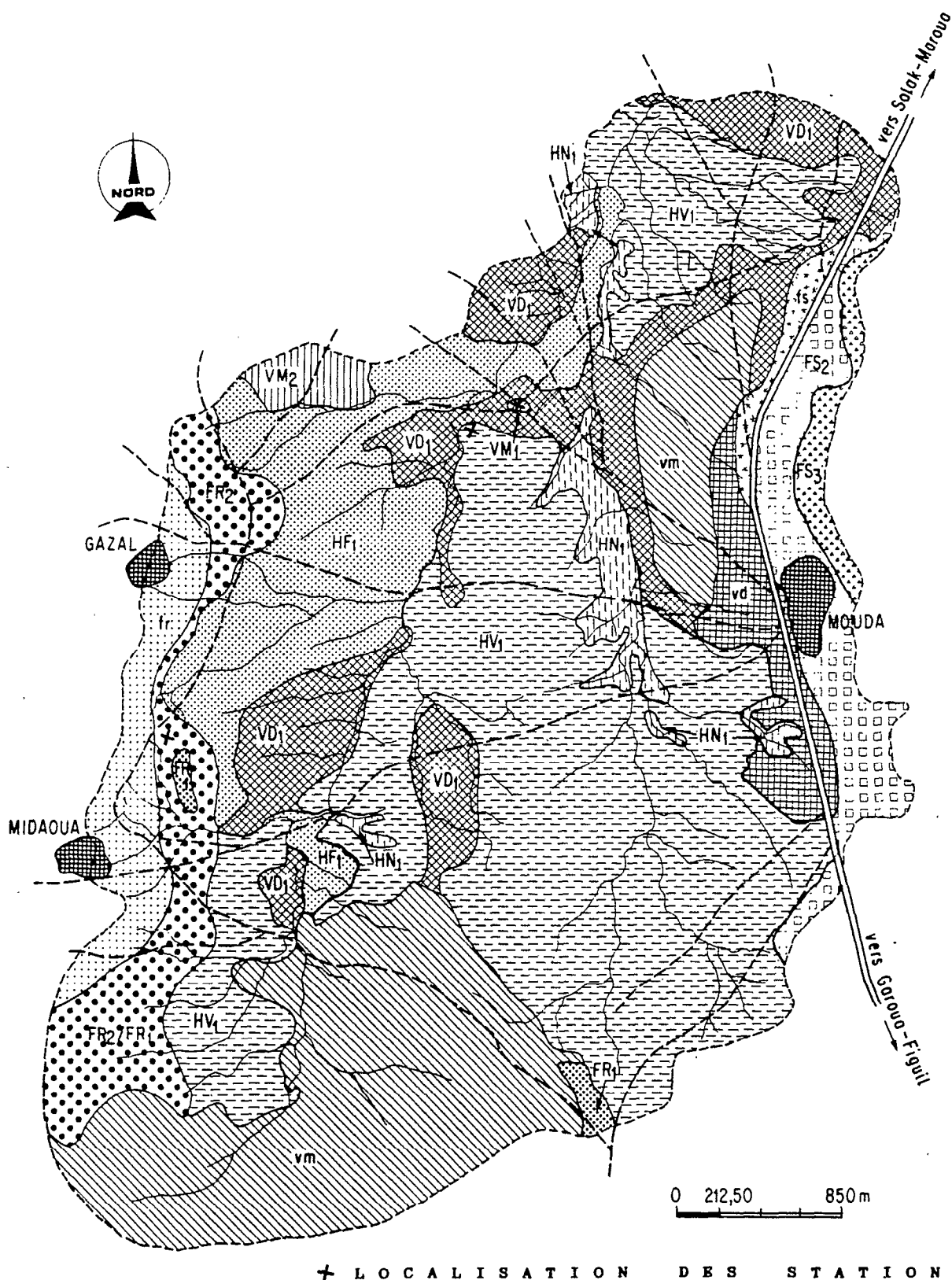


Figure 1.8 - Représentativité et localisation des trois stations étudiées au sein du bassin-versant de Mouda (CCE, 1988)

SIGLES DES SYSTEMES		FS3	FS2	FS1	VM2	VM1	vm	VD	Vd	HVI	HN1	HFI	IF	FR2	FR1	A																	
RELIEF LITHOLOGIE GEOMORPHOLOGIE ISECTEURS ECOLOGIQUES		Collines et versants de recroisement-pente 5 à 30 % altitude 450/600 m, série volcanosédimentaire de Marous. Roches basiques et affleurements de roches acides				Glacis couvert à pente douce 3 à 1-%. Façonné sur des argiles sombres à nodules calcaires; griffes et bad-lands à l'aval et à proximité des axes de drainage. Altitude : 440 / 460 m						Pénéplaine avec bombements gneiss et quartzite. Pente : 7 à 1 % Altitude : 500 / 450 m				Lits mineur majeur et terrasses du Mayo. Alluvions 440 - 450 m																	
SOLS	TYPE PEDOLOGIQUE DOMINANT	Sols peu évolués à faciès fersialitique (Régosoliques) vers le bas, sols fersialitiques à faciès vertique				Vertisol à pédoclimat sec			Vertisol à pédoclimat sec - Faciès dégradé planosolique localement hardé (solonetz)			Idem - faciès dégradé régosolique (hardé)		Sols ferrugineux différenciés et indurés (charge importante). Localement faciès planosolique dégradé en hardé (HFI)				Sol peu évolué alluvial															
	RUISSELLEMENT EROSION	Ruissellement et érosion faible très localisé				Faible érosion. Ruissellement fort si saturé en surface			Très fort ruissellement pouvant dépasser 50 %			Très fort ruiss. Ravine griffes		Ruissellement et érosion moyens; très sensibles si cultures				Faible															
	EFFICACITE MOYENNE DES PLUIES	90 - 100		80 - 90		75 - 80		80 - 90		50 - 70		65 - 80		20 - 50		90-100		80 - 90		80 - 90													
	RU (mm / 50 cm)	30/60		70/80		70 / 80			60 / 70			50 / 50		60 / 70		30 / 40		35 / 50		60 / 70													
ACTIVITES	HABITAT, POINTS D'EAU	Habitat, dense, quartiers (puits temporaires)				Pas d'habitat										Pas de point d'eau				Habitat dense (villages) qq. puits temporaires		néant qq. puits											
HUMAINES	UTILISATION DES TERRES	parcours, bois		plantations forestières		cultures jachère coton, mil de saison		parcours, bois		jachère ancienne parcours		culture sorgho de saison régulier		parcours, bois		culture coton, sorgho contre saison jachère		Utilisation faible parcours et cueillette du bois				culture saison jachère coton S.A.		parcours cueillette du bois		parcours							
VEGETATION SPONTANEE	TYPE PHYSIONOMIQUE (FORMATION)	Savane arborée et herbeuse				savane-parc; herbacées chaumes				savane arbustive à épineux				culture ou chaume		savane arbustive à épineux		culture ou chaume		Savane arbustive très claire				culture ou chaume		savane arborée		savane arbustive		Ripisylve			
	ESPECES LIGNEUSES DOMINANTES	Boswellia dalzielii Sterculia setigera A. leiocarpus C. glutinosum				A.albida Piliostigma reticulata				(sauf vm et vd) Acacia seyal Comb.glom. Dich.glom.				Acacia seyal pilius reticulata		Ziziphus mauritiana Dichrostachys glomerata		Acacia hockii		Anogeissus leiocarpus				Glossier Combretum fragrans.		Lannea humilis Sclero carya birrea		A.leiocarpus S.birrea S.setigera		C.glutinosum Anogeissus reticulata		A.leiocarpus D.acepilofretum	
	ESPECES HERBACEES DOMINANTES	Andropogon gayanus Thelepogon elegans				L. togoensis				Andropogon gayanus				Schoenel. gracilis Oloris lamprocarpa		S.gracilis Mithrochloa indica Aristida sp		Schizachy. riuus edlie Oloris lamprocarpa		Loudetia togoensis				Dactyloctenium aegyptium Bractaria stlg.		Sporobolus festinus Oxaria elaeosoides Setaria pumilla				Pennisetum pedicelatum			
	ETAT DU COUVERT VEGETAL	très bon		bon		faible sauf si culture		assez bon				bon		faible sauf à culture		moyen		faible				très bon		bon		très bon							
	% COUVERT DES PERENNES	40 - 50		25 - 30		5		20 - 30		20 - 30		20 - 30		5		20		5 - 7		15		5 - 8		7		30-50		30-40		40 - 60			
SURFACE - en ha - en %		18,5 1,1		106 5,9		12,5 0,7		348 19,2				225 12,5		55 3,0		603 33,3		62 3,4		205 11,3		69 3,8		106 5,9									

Tableau 1.9 - LEGENDE DE LA CARTE DES SYSTEMES ECOLOGIQUES DU BASSIN VERSANT DE MOUDA (CCE,1988)

La strate herbacée est dominée par *Loudetia togoensis* et *Andropogon pseudapricus*, très localement par *Andropogon gayanus*. *Sporobolus festivus* peut être localement assez abondant.

Le recouvrement ligneux est voisin de 25 % alors qu'en période de végétation, celui des herbacées est proche de 100 %. D'une façon générale, la strate herbacée a une hauteur moyenne voisine de 50 cm. Cette taille est dépassée au voisinage des points temporairement inondés.

2) UN PARCOURS RELATIVEMENT ANCIEN ET DEGRADE SUR HARDE (station sur hardé, HV1). La végétation du hardé a une physionomie de steppe arbustive très claire.

Sa végétation est typique des hardés de la région avec deux strates :

. une strate arbustive, dominée par *Dichrostachys cinerea* et *Lannea humilis*; s'y ajoutent *Balanites aegyptiaca*, *Capparis ssp.*, *Cissus quadrangularis* et plusieurs espèces d'Acacias, dont les plus communs sont *Acacia gerrardii* et *Acacia senegal*.

. une strate herbacée, dominée par *Schoenefeldia gracilis*, *Microchloa indica* et *Aristida hordeacea*. En début de saison des pluies, une Liliacée, plante à bulbe, se répand de façon importante, en plages, dans la strate herbacée; il s'agit de *Drimiopsis cf. barteri*.

Sur les hardés, les recouvrements sont très faibles (5 à 8 %) et tout à fait hétérogènes. La végétation herbacée dépasse rarement 10 cm de hauteur; mais dans les dépressions, sur de petites surfaces, elle peut devenir très dense et d'une taille voisine de 1 m. Sur les plages de sol nu, on retrouve souvent des termitières en cheminées coniques d'*Odontotermes magdalenae*.

3) UNE SAVANE ARBUSTIVE, EN BON ETAT ET EN COURS D'EVOLUTION RAPIDE, EN JACHERE DEPUIS

ENVIRON 5 ANS (PONTANIER et *al.*, 1984), SUR SOL FERRUGINEUX NON DEGRADE (station sur sol ferrugineux, FR1).

Elle est dominée par *Annona senegalensis* et *Piliostigma reticulatum*. D'autres ligneux se répartissent régulièrement dans la jachère. Ce sont diverses espèces de Combretacées, en particulier *Combretum glutinosum* et *Guiera senegalensis*. En lisière de la savane arborée, on trouve également *Anogeissus leiocarpus* (de 5 à 8 m de haut), *Piliostigma thonningii*, *Bridelia ferruginea*, *Strychnos spinosa*, *Dombeya quinqueseta* etc.

La strate herbacée est dominée, en tâches contigües, par *Loudetia togoensis*, *Setaria pumila* ou *Sporobolus festivus*. On peut même observer, localement, une dominance alternée d'une espèce puis d'une autre au cours d'une seule saison des pluies (par exemple, *Sporobolus festivus* puis *Loudetia togoensis*). Les relevés ont été effectués sur une communauté dominée par *Setaria pumila*. *Zornia glochidiata* et *Dactyloctenium aegyptium* y sont également très abondants localement mais, en général, ne dominent pas.

Les recouvrements sont de l'ordre de 35 % pour les ligneux, et de 60 à 70 % pour les herbacés.

1.2. LES METHODES DE RELEVES

L'objectif du travail, on le rappelle, est d'analyser les relations existant entre l'évolution des conditions hydriques du milieu et l'évolution saisonnière du tapis végétal.

La méthode utilisée doit donc permettre de connaître précisément les modifications périodiques des variables hydriques du milieu (pluviosité, hygrométrie de l'air, eau disponible dans le sol), en liaison avec les variations des paramètres structuraux, morphologiques et physiologiques des communautés végétales et des populations qui les constituent.

Pour préciser les facteurs déterminants de la végétation, les variations intra-populations, inter-sites et inter-annuelles de la dynamique saisonnière doivent être illustrées.

L'évolution de la végétation étant relativement rapide au cours d'une saison, on a, dans toute la mesure du possible, retenu une fréquence hebdomadaire pour l'ensemble des observations.

1.2.1. MESURE DE L'EVOLUTION DES PARAMETRES CLIMATIQUES

1.2.1.1. L'hygrométrie et les températures

L'hygrométrie et les températures ont été relevées à la station de Maroua-Agro (IRA-Djarengol), chaque jour au cours des deux années, 1986 et 1987, pendant lesquelles l'étude a duré.

On a calculé les moyennes hebdomadaires des valeurs journalières maximales, des valeurs journalières minimales et des valeurs journalières moyennes, pour chacun de ces deux paramètres.

La station IRA est située à Maroua, donc à 30 km de Mouda. Le milieu citadin, très ombragé et bien abrité, constitue une situation sans doute moins aride que celle du bassin-versant de Mouda. Les variations des températures devraient y être moins grandes, la température moins élevée, et l'hygrométrie de l'air moins basse.

Malgré les différences pouvant intervenir dans les valeurs, par rapport à Mouda, le sens des variations de ces deux paramètres constitue une information précieuse, qui pourra être reliée aux rythmes de vie des espèces étudiées.

1.2.1.2. La pluviométrie

Au cours de ces deux mêmes années, la pluie a été mesurée à Mouda, grâce à un pluviomètre installé sur la station sur vertisol. Cette station étant très proche de la station sur hardé (quelques

mètres), il a servi de référence pour cette dernière également. Un autre pluviomètre était en place sur la station sur sol ferrugineux.

Ils ont été relevés après chaque pluie, au cours des deux années d'étude.

On a exprimé les hauteurs de pluies en valeurs hebdomadaires, pour chaque station.

STROOSNIJDER et VAN HEEMST (1982) et FLORET et PONTANIER (1982) proposent deux façons d'estimer la sécheresse relative d'une année donnée.

La première est basée sur la répartition statistique des pluies annuelles, considérée comme suivant une loi normale (voir partie 1.1.2.2.). Une année est considérée comme sèche si la probabilité que tombe une quantité d'eau supérieure dépasse un seuil donné.

Si le seuil choisi est de 95%, l'année 1986 est une année normale. En effet, la pluviosité enregistrée par le pluviomètre sur vertisol était de 683 mm; le pluviomètre sur sol ferrugineux comptabilisait 715 mm. Selon la figure 1.5 (voir partie 1.1.2.2.), la probabilité que la pluviosité soit supérieure à celle enregistrée sur vertisol est de 94,5%, et la probabilité qu'elle soit supérieure à celle enregistrée sur sol ferrugineux est de 91%. Dans tous les cas, cette probabilité est inférieure au seuil choisi de 95 %.

En 1987, le pluviomètre sur vertisol enregistrait 585 mm et celui sur sol ferrugineux 559 mm. Cette année correspond, au seuil de 95% à une année particulièrement sèche; la probabilité que la pluviosité soit supérieure dépasse les 95 %. (fig. 1.5).

La deuxième manière - plus commune - d'estimer la sécheresse ou l'humidité relative d'une année donnée, est d'admettre que la végétation n'est pas affectée si:

$$0,8 \cdot P_{med} < P < 1,2 \cdot P_{med}.$$

où P est la pluviosité annuelle enregistrée, et P_{med} la pluviosité médiane selon une distribution normale. Une classification de nos deux années d'étude selon cette méthode est présentée dans le tableau 1.10.

D'après ce tableau, on constate, comme par la méthode précédente, que l'année 1986 est considérée comme normale tandis que l'année 1987 est incontestablement sèche.

Les différences entre les pluies enregistrées sur vertisol et sur sol ferrugineux ne devraient pas être significatives, la précision des pluviomètres étant insuffisante.

Tableau 1.10 - Classification de 1986 et 1987 en année sèche ou humide, basée sur la quantité de pluie absolue (d'après STROOSNIJDER et VAN HEEMST, 1982)

	sèche $P < 0,8.P_{med}$ $P < 680 \text{ mm}$	normale $0,8.P_{med} < P < 1,2.P_{med}$ $680 \text{ mm} < P < 1020 \text{ mm}$	humide $P > 1,2.P_{med}$ $P > 1020 \text{ mm}$
1986	Pluviomètre sur: Vertisol: $P = 683 \text{ mm}$ Ferrugineux: $P = 715 \text{ mm}$		
1987	Pluviomètre sur: Vertisol: $P = 585 \text{ mm}$ Ferrugineux: $P = 559 \text{ mm}$		

Tableau 1.11 - Densité apparente (ρ_a) des trois sols suivant la profondeur considérée.

profondeur sol	0-10cm	10-20cm
Vertisol	1,74	1,78
Hardé	1,57	1,63
sol ferrugineux	1,59	1,77

1.2.2. MESURE DE L'EVOLUTION DU STOCK D'EAU DANS LE SOL

1.2.2.1. Mesure neutronique

L'appareil ayant permis d'effectuer des mesures périodiques, en surface et en profondeur, de la teneur en eau du sol, est un humidimètre à neutrons du type SOLO 20. Un tube d'accès a été implanté sur chacune des stations.

Pour chaque relevé, une mesure est effectuée tous les dix centimètres de profondeur, jusqu'à plus de 80 cm.

La fréquence des relevés a été, au cours des deux années et pour chaque station, d'un relevé tous les dix jours en saison des pluies, et d'un relevé par mois en saison sèche.

La méthode n'étant pas destructive, les relevés peuvent être effectués, au même endroit, pendant une longue durée.

1.2.2.2. Méthode pondérale

Les mesures effectuées par la sonde à neutrons sont peu fiables entre 0 et 20 cm de profondeur, du fait de l'influence directe des conditions atmosphériques sur les premiers centimètres, à l'entrée du tube d'accès.

C'est pourquoi, il nous a paru utile de faire appel, en plus de la technique neutronique, à une autre technique de mesure de l'évolution de la teneur en eau du sol dans les premiers centimètres. En effet, la connaissance de la quantité d'eau disponible dans cette tranche de sol est indispensable pour comprendre le déterminisme de la germination des graines et des premiers stades du développement du tapis herbacé.

Pour compléter les données obtenues par la méthode neutronique, des prélèvements à la tarière ont été effectués lors de chaque relevé de la végétation herbacée.

On a effectué 5 prélèvements de sol (soit 5 répétitions), à chaque date où les relevés de végétation herbacée étaient effectués. Les tranches 0-10 cm et 10-20 cm de profondeur de chaque prélèvement étaient différenciées.

Pour obtenir l'humidité pondérale (HP), chaque échantillon était alors pesé au laboratoire, puis passé à l'étuve, et pesé une seconde fois après séchage.

L'humidité volumique (HV) est obtenue en multipliant l'humidité pondérale (HP) par la densité apparente de la tranche de sol considérée (da), soit: $HV = HP \times da$. Les valeurs de da sont consignées dans le tableau 1.11.

Pour chaque date de relevé, la moyenne des humidités volumiques des 5 échantillons est calculée, respectivement pour les tranches 0-10 et 10-20 cm de profondeur.

1.2.2.3. Calcul du stock d'eau disponible pour la végétation

Pour bien préciser la notion "d'eau disponible pour les plantes", par rapport à la "quantité totale d'eau" contenue dans le sol, il est utile de rappeler quelques relations fondamentales eau-sol-plantes:

L'importance des ressources en eau disponible pour les plantes dépend des quantités d'eau contenue dans le sol.

La quantité d'eau contenue dans un sol dépend elle-même de la pluviosité bien entendu, et de la fraction d'eau de pluie qui va réellement pénétrer dans le sol. C'est ce que FLORET et PONTANIER (1984) appellent pluie efficace, P_e , ou pluie infiltrée.

Le coefficient d'efficacité de la pluie $K_e = P_e/P$ (P = Pluie précipitée) varie d'un sol à l'autre, en fonction de son aptitude au ruissellement. Ainsi, $K_e = 80$ à 90% pour le sol ferrugineux, 75 à 80% pour le vertisol modal et 20 à 50% pour le hardé (tableau 1.9).

De plus, pour une même quantité d'eau infiltrée dans le sol - autrement dit pour un même état d'humidité du sol -, la quantité qui est effectivement disponible pour les plantes varie, en fonction de la capacité avec laquelle le sol retient cette eau.

Théoriquement, on admet que les plantes sont capables d'extraire l'eau du sol jusqu'à $pF_{4,2}$; cela correspond à un potentiel de -16 bars. C'est ce que l'on appelle "le point de flétrissement permanent". Au delà de $pF_{4,2}$, la plante, n'étant théoriquement plus alimentée en eau, perd sa turgescence et flétrit (elle peut alors demeurer en état de vie ralentie ou mourir). Cependant, il est de plus en plus souvent montré, qu'en milieu aride notamment, certaines plantes continuent de fonctionner normalement à des pF beaucoup plus bas (CHAIEB, 1989; MONROY ATA, 1989), même au stade de plantule pour les annuelles (CARRIERE, 1989). Mais, pour des raisons de commodité, ce seuil de -16 bars est le plus communément admis et nous ferons de même.

Les sols argileux absorbent et retiennent mieux l'eau que les sols sableux. Plus les teneurs en montmorillonite et en matière organique sont élevées, plus la capacité d'absorption et de rétention de l'eau le sera. Autrement dit, l'humidification du vertisol nécessitera des quantités d'eau supérieures à celles du sol ferrugineux et du hardé avant que la végétation puisse l'utiliser. L'eau sera plus facilement accessible aux plantes sur le sol ferrugineux que sur les deux autres sols.

Le seuil maximum d'humidité, au-delà duquel le sol, saturé, ne peut plus retenir l'eau précipitée, est la "capacité au champ" (CC). Elle se situe vers des valeurs allant de pF_2 à pF_3 , c'est à dire vers des potentiels allant de $-0,1$ à -1 bar, et varie d'un sol à l'autre.

En théorie, les plantes peuvent donc extraire l'eau du sol, tant que les quantités sont comprises entre ces deux valeurs remarquables, correspondant au point de flétrissement permanent et à la capacité au champ. La quantité maximale d'eau, théoriquement disponible pour la végétation, qu'un sol peut contenir (sa réserve utile: R.U.), s'exprime par:

$$R.U. = (HCC - HpF).Z$$

où HCC est l'humidité à la capacité au champ, HpF l'humidité au point de flétrissement permanent et Z l'épaisseur de la tranche de sol considérée (en dm).

Pour 50 cm de profondeur, la R.U. du vertisol modal est de l'ordre de 70 à 80 mm, celle du hardé de l'ordre de 40 à 50 mm et celle du sol ferrugineux de l'ordre de 35 à 50 mm (tableau 1.9). Le sol ferrugineux peut donc contenir beaucoup moins d'eau que le vertisol.

A un instant donné, pour une tranche de sol d'épaisseur z, la quantité d'eau totale, supposée comme pouvant être effectivement extraite par les plantes (la réserve disponible du sol: Rd), est:

$$Rd = \int_0^z (Ht - HpF) dz$$

où Ht = teneur volumique en eau du sol à l'instant t

HpF = teneur volumique en eau du sol à pF_{4,2}

dz = épaisseur de sol considérée (en dm)

Rd est supérieur ou égal à zéro (il ne peut y avoir des quantités négatives d'eau disponible: si Ht < HpF, alors Rd=0).

Les calculs de Rd ont été effectués pour chaque tranche de 10 cm de sol jusqu'à 80 cm de profondeur. Puis, on a calculé la somme de l'eau disponible sur les tranches 0-10, 0-20 et 0-80 cm, à chaque date de relevé.

1.2.3. METHODE DE RELEVÉ DE LA VÉGÉTATION

1.2.3.1. Les herbacées

Le but de l'étude est de suivre l'évolution globale de chaque groupement, ainsi que l'importance relative de chaque espèce au sein du groupement. Les observations effectuées doivent donc tenir compte, à la fois, du comportement moyen du groupement, du comportement individuel des espèces, et de leurs variabilités respectives. Les différences observées de réaction à des conditions météorologiques semblables doivent permettre de faire ressortir l'originalité écologique de chaque station.

a) Echantillonnage

Pour les observations, des quadrats de 30 cm de côté ont été disposés au hasard, dans un rayon de 10 m autour du tube d'accès de la sonde à neutrons, dans chaque station.

35 quadrats par station ont été mis en place la première année (1986). La seconde année (1987), on a estimé que 15 quadrats étaient suffisants après dépouillement des résultats de 1986. L'importance du piétinement autour des placettes, et le passage du feu en début de saison sèche, n'ont pas permis de garder des quadrats permanents les deux années. Cependant, le déplacement des relevés, vers une végétation moins perturbée, était limité par la nécessité de ne pas sortir du site. Par ailleurs, aucune mise en défends rigoureuse ne protégeait les quadrats.

b) Paramètres observés

Les fiches de relevé proposées par DURANTON (1978) nous ont servi de base. La méthode développée par cet auteur concerne le suivi des modifications structurales saisonnières des végétations herbeuses et de leur phénologie. Elle est très complète, et correspond bien aux critères définis en introduction du paragraphe 1.2.3.1.. Le principal avantage est qu'aucune espèce n'est laissée de côté. L'ensemble des taxons est recensé, même ceux qui sont fugaces ou constitués d'un seul individu. L'évolution saisonnière de la structure du groupement peut être mise en évidence.

Les valeurs des paramètres suivants ont été estimées sur chaque quadrat:

- **pour l'ensemble de la végétation**, le pourcentage de recouvrement global;
- **pour chaque espèce**, le recouvrement spécifique, l'avancement de la feuillaison, celui de la floraison et celui de la fructification.

Les contributions des espèces au recouvrement global d'une station ont été calculées comme suit:

Pour chaque quadrat:

$$R_r = \frac{RCSP}{RCGL}$$

où R_r = recouvrement relatif spécifique;
RCGL = recouvrement global du quadrat
RCSP = recouvrement spécifique sur le quadrat.

Puis, pour une espèce donnée sur une station donnée, la moyenne des recouvrements relatifs, calculée sur l'ensemble des quadrats relevés, a fourni sa contribution au recouvrement global de la station.

On notera que la somme des recouvrements relatifs de l'ensemble des espèces d'un quadrat peut être supérieure au recouvrement global du quadrat, les plantes pouvant se superposer partiellement.

En ce qui concerne la phénologie, chaque phase (feuillaison, floraison et fructification) était divisée en 3 stades: début, acmé ou fin:

Feuillaison:

début: les jeunes feuilles apparaissent;
acmé: la plante est couverte de feuilles;
fin : les feuilles changent de couleur,
flétrissent et tombent;

Floraison:

début: les bourgeons floraux apparaissent
distinctement; chez les Graminées,
l'inflorescence sort de la dernière
feuille;

acmé: les fleurs sont ouvertes et tous les
organes sont turgescents;
fin: la fécondation a eu lieu et les organes
mâles et stériles flétrissent;

Fructification:

début: période de croissance des fruits;
acmé: période de maturation des fruits;
fin: période de dissémination des diaspores;

L'importance de chaque stade, dans la population d'un quadrat, était notée comme suit:

- 0 : lorsque le stade n'existe pas;
- 1 : lorsque quelques individus seulement sont observés à ce stade sur le quadrat;
- 2 : lorsque moins de 50 % des individus de l'espèce sont à ce stade sur le quadrat;
- 3 : lorsque plus de 50 % des individus de l'espèce sont observés à ce stade sur le quadrat.

c) Fréquence des relevés:

Les relevés ont été effectués tout au long de la saison des pluies, à raison d'une fois par semaine, depuis l'apparition des premières plantules identifiables, jusqu'à la dissémination des diaspores. Les recouvrements ont cessé d'être notés lorsque le groupement atteignait son maximum de développement saisonnier.

1.2.3.2. Les ligneux

La phénologie des ligneux a été étudiée sur les trois stations, afin de discuter et d'illustrer certaines tendances caractéristiques de leurs rythmes d'activité, ainsi que la variabilité possible de ces rythmes, par rapport aux rythmes des herbacées, et compte tenu de la répartition des disponibilités en eau du sol.

a) Echantillonnage

Sur chacune des trois stations, quelques individus des espèces les mieux représentées ont été sélectionnés. Le nombre d'individus retenu pour chaque espèce est proportionnel à son importance sur la station. Cependant, aucune détermination rigoureuse de la structure démographique des populations présentes n'a été effectuée, ainsi que le recommandent GROUZIS et SICOT (1980). En effet, la majorité des individus suivis devaient être situés dans un rayon de quelques dizaines de mètres autour du tube d'accès de la sonde à neutrons. Toutefois, on notera que sur l'aire prospectée, les arbres sont tous à peu près du même gabarit (hauteur, diamètre), pour une espèce donnée et une station donnée, et qu'il existe très peu de régénération, donc de jeunes.

Le tableau 1.12 présente l'échantillonnage effectué.

b) Nature et critères des observations

La méthode d'étude phénologique des populations d'espèces ligneuses sahéliennes, proposée par GROUZIS et SICOT (1980), nous a servi de référence pour l'observation des phases de feuillaison, floraison et fructification des ligneux.

Les observations suivantes ont été effectuées, sur chaque individu:

Chaque phase a été subdivisée en 6 stades: le stade 1 correspond à l'installation de la phase, le stade 5 à sa disparition; lorsqu'une phase n'existe pas (pas de feuille, pas de fleur ou pas de fruit), elle est au stade 0. Les stades 2, 3 et 4 représentent le déroulement d'une phase, chacun de ces trois stades correspondant respectivement aux intensités: faible, optimum et déclinante.

Tableau 1.12 - Echantillonnage des espèces ligneuses dont la phénologie a été suivie.

NOMBRE D'INDIVIDUS ESPECES \ TYPE DE SOL	Hardé	Vertisol	Sol Ferrugineux
<i>Sclerocarya birrea</i>	1	2	3
<i>Acacia hockii</i>	5	5	10
<i>Acacia senegal</i>	5	-	-
<i>Acacia gerrardii</i>	10	-	-
<i>Dichrostachys cinerea</i>	6	-	-
<i>Lannea humilis</i>	10	5	-
<i>Acacia seyal</i>	5	11	-
<i>Balanites aegyptiaca</i>	5	5	-
<i>Sterculia setigera</i>	3	-	2
<i>Ziziphus mauritiana</i>	-	10	-
<i>Entada africana</i>	-	6	-
<i>Combretum fragrans</i>	-	6	-
<i>Combretum glutinosum</i>	-	5	10
<i>Piliostigma reticulatum</i>	-	10	3
<i>Anogeissus leiocarpus</i>	-	5	10
<i>Piliostigma thonningii</i>	-	-	7
<i>Bridelia ferruginea</i>	-	-	10
<i>Annona senegalensis</i>	-	-	10
<i>Strychnos spinosa</i>	-	-	5
<i>Dombeya quinqueseta</i>	-	-	5
<i>Combretum collinum</i>	-	-	5

Plus précisément, les stades observés pour un individu donné correspondent aux critères suivants:

Feuillaison:

- 1 : gonflement des bourgeons, pas de feuilles développées, ou moins de 10% des feuilles de l'individu épanouies;
- 2 : bourgeons foliaires encore visibles et entre 10 et 50 % des feuilles de l'individu épanouies;
- 3 : plus de 50 % des feuilles de l'individu épanouies;
- 4 : feuilles vertes encore visibles et/ou entre 10 et 50 % des feuilles de l'individu sèches ou ayant changé de couleur;
- 5 : plus de 50 % des feuilles de l'individu sont sèches et chute des feuilles observable; c'est le stade le plus difficile à noter car certains individus gardent leurs feuilles sèches sur l'arbre durant toute la saison sèche (par exemple, *Bridelia ferruginea*); de plus, les feuilles brûlées par le feu entrent dans cette catégorie.

Floraison:

- 1 : bourgeons floraux uniquement ou moins de 10 % de fleurs épanouies;
- 2 : bourgeons floraux encore visibles et entre 10 et 50 % de fleurs épanouies;
- 3 : plus de 50 % des fleurs sont épanouies;
- 4 : fleurs épanouies encore visibles et entre 10 et 50 % de fleurs sèches;
- 5 : plus de 50 % des fleurs sont sèches et la chute des pièces florales est visible;

Fructification:

- 1 : nouaison; moins de 10 % de fruits murs;
- 2 : phase d'évolution des fruits jusqu'à leur taille normale; moins de 50 % de fruits murs;
- 3 : maturité des fruits; plus de 50 % des fruits sont murs;
- 4 : fruits murs encore observables mais début de dissémination également (ouverture des gousses ou chute des fruits);

5 : plus de 50 % des fruits sont entièrement secs et leur chute est franchement observable; là encore une difficulté survient avec certaines espèces qui ont des fruits secs qu'elles conservent d'une saison à l'autre (les akènes d'*Anogeissus leiocarpus* par exemple);

On notera la difficulté des observations en milieu tropical sec où certains arbres peuvent n'avoir qu'une branche qui fleurit une année, ou seulement quelques fleurs à peine visibles, suivies pourtant de l'apparition des quelques fruits correspondants. Doit-on alors considérer que l'on observe seulement un stade préliminaire pour chacune des phases ou bien un stade "optimum", compte tenu du fait que 100% des bourgeons présents ont fleuri et fructifié ?

c) *Fréquence des relevés*

En saison des pluies, la fréquence des relevés est d'un relevé par semaine sur l'ensemble des individus. En saison sèche (décembre-janvier-février), elle passe à un relevé par mois.

1.2.4. EXPERIMENTATION

1.2.4.1. Sur le terrain

Nous n'avons bénéficié que de deux années d'observations (1986 et 1987), ce qui constitue une période relativement courte pour mettre en évidence, de façon précise, des stratégies de vie spécifiques en conditions naturelles. On a donc créé artificiellement deux régimes hydriques supplémentaires, auxquels a été soumise la végétation herbacée. En effet, un décalage, de la période à laquelle la disponibilité en eau du sol est importante, pouvait mettre en évidence des modifications en ce qui concerne l'installation du tapis herbacé et le déroulement de ses phénophases. Aussi a-t-on installé 10 quadrats supplémentaires par station, chaque année. Ils ont été regroupés dans un cercle de 5 m². Un cylindre, de 5 m² et de 50 cm de hauteur, a été enfoncé dans le sol pour éviter tout ruissellement. La surface à l'intérieur du cercle a été irriguée, puis le cylindre retiré après ressuyage. Les apports d'eau ont été effectués en deux fois, en avril et en mai, de la même façon durant les deux années. La hauteur des lames d'eau ont été, respectivement pour ces deux dates, de 100 et 60

mm sur le sol ferrugineux, de 60 et 40 mm sur le vertisol et sur le hardé. La quantité d'eau plus importante apportée au sol ferrugineux est justifiée par la forte infiltrabilité de ce sol.

Les relevés ont été les mêmes que pour les quadrats laissés en conditions naturelles. Ils ont débuté dès l'apparition de germinations identifiables et jusqu'à la dissémination des graines; les recouvrements n'ont plus été notés à partir du moment où le recouvrement global de la végétation irriguée avait atteint son maximum.

A chaque relevé, 3 prélèvements de sol ont été effectués à la tarière, pour la détermination de l'eau disponible par la méthode pondérale.

Il faut signaler l'influence très probable des prélèvements de sol, répétés de façon hebdomadaire, sur une aussi petite surface (5 m²). Ceci est particulièrement vrai pour le hardé dont les prélèvements ont dû favoriser la pénétration de l'eau des pluies naturelles qui ont suivi l'arrosage. Malgré le rebouchage des trous, la compacité du sol était forcément atténuée.

1.2.4.2. En milieu contrôlé

a) Estimation qualitative et quantitative du stock de graines dans le sol

Les potentialités du tapis végétal herbacé lui sont conférées, en grande partie, par le stock de graines dormantes enfouies dans le sol. Le déterminisme de son développement et de ses variations peut être précisé à la lumière de connaissances, même grossières, sur les populations de graines viables du sol.

Dans ce but, on a entrepris de tester la présence de graines susceptibles de germer sur les sites étudiés, par la méthode proposée par BROWN et OOSTERHUIST (1981).

Le principe consiste à prélever des échantillons de sol, et à les mettre en conditions d'humidité abondante, afin que toutes les graines qu'ils contiennent germent et puissent être recensées.

Pour avoir une idée de la répartition horizontale des semences, 3 faciès ont été distingués sur le sol ferrugineux: sol nu, sol recouvert de végétation herbacée et sol au pied des arbustes; 1 seule a été identifiée sur le vertisol et 2 sur le hardé: sol nu et sol recouvert de végétation herbacée.

De nombreuses études ont montré que, bien que le nombre de graines viables tend à décroître avec la profondeur, les graines dormantes peuvent occuper des profondeurs variables dans le sol (WENT et *al.*, 1952; BILLE, 1973; BREMAN et *al.*, 1982; CISSE, 1986; GROUZIS, 1987).

Pour avoir une idée de la distribution verticale des semences, 3 niveaux de profondeur ont été distingués: les strates 0-5, 5-10 et 10-15 cm.

5 cadres de 30 cm de côté et 10 cm de hauteur ont été utilisés. A l'intérieur de ceux-ci, la ligne des 5 cm de profondeur est matérialisée au marqueur. Dans chacun des faciès identifiés sur les 3 stations, les 5 quadrats ont été disposés au hasard, à proximité des quadrats de relevés herbacés. Ils ont alors été enfoncés dans le sol (figure 1.9) à l'aide d'une masse (un cadre d'enfoncement en cornière évite une trop grande déformation).

Les 5 premiers centimètres de sol sont ensuite prélevés de l'ensemble des 5 échantillons et déposés sur une bâche où ils sont concassés et mélangés, afin de réduire les mottes de terre trop importantes et d'homogénéiser le prélèvement. Le mélange ainsi obtenu est pesé; la moitié du poids de terre est alors répartie dans des bacs en bois traité (pour éviter tous parasites: insectes, champignons, mousses...) de 40 cm de long sur 25 cm de large et 10 cm de profondeur. Enfin, les bacs sont placés sous une serre, pourvue seulement d'un toit en tôles plastiques transparentes.

La procédure est identique pour la tranche de sol comprise entre 5 et 10 cm de profondeur.

Un seul des 5 quadrats est de nouveau choisi au hasard et enfoncé, à partir de sa position après prélèvement des 5-10 cm de sol, jusqu'à l'affleurement de la ligne des 5 cm (figure 1.9).

La tranche de sol 10-15 cm est alors prélevée, homogénéisée et la totalité de la terre de ce prélèvement est mis en bac de germination sous la serre.

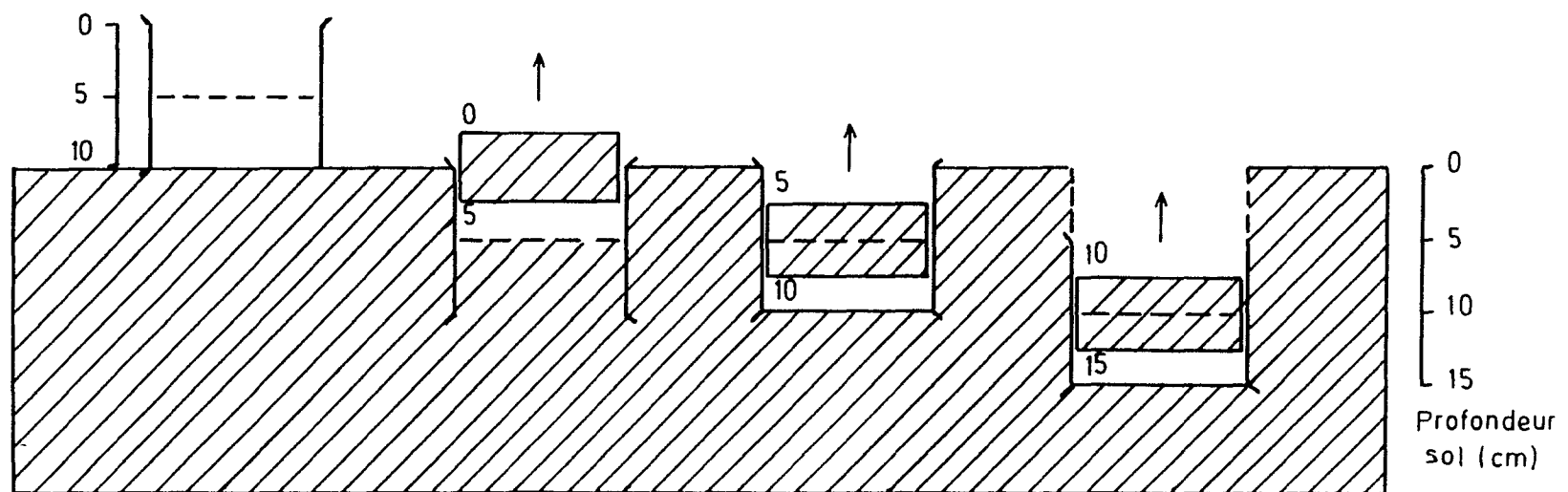


Figure 1.9 - Prélèvement de sol pour l'estimation du stock de graines viables qu'il contient

Le premier arrosage a été effectué en août 1986 et les bacs ont été maintenus en état d'humidité relativement élevée, de façon constante, par arrosages réguliers.

Les germinations qui apparaissaient étaient identifiées, comptées, puis éliminées au fur et à mesure de leur recensement. Les arrosages ont été stoppés à partir du moment où, pendant 3 semaines, aucune germination nouvelle n'apparaissait.

Les bacs sont alors restés en repos durant toute la saison sèche. Ils ont été réarrosés dès le début de la saison des pluies suivante (1987), sur le même principe, après que la terre en ait été remuée en surface. Les comptages de germinations ont alors repris, jusqu'à ce qu'on n'observe plus une seule germination pendant 3 semaines.

*b) Essai de comparaison des capacités de
germination et des vitesses de croissance de
quelques espèces*

Pour essayer de préciser le déterminisme physiologique du comportement de quelques espèces dominantes, on a testé leurs propriétés germinatives et leurs caractéristiques de croissance en milieu contrôlé. Cependant, cette opération n'a pas eu le succès escompté et nous ne donnerons ici que les grandes lignes de l'expérimentation menée.

- Expériences concernant les tests de germination:

Dans un premier temps, on a effectué des semis en boîte de Pétri, sur papier filtre, que l'on a mis à l'étuve à 28-30 °C et 12 heures de lumière par jour. Les semences ont été maintenues en conditions d'humidité permanente par humidification régulière des papiers filtres à l'eau distillée. Les germinations ont été comptées et retirées tous les jours jusqu'à ce qu'il n'y ait plus de germinations nouvelles pendant trois semaines consécutives.

Constatant que certaines espèces ne germaient pas du tout (*Microchloa indica*), ou dans des proportions insignifiantes (comme *Setaria pumila*, par exemple), on a essayé différents traitements sur les semences "récalcitrantes", comme la scarification et l'enlèvement des glumelles. Néanmoins, les résultats n'ont pas permis de tirer des conclusions significatives quant aux capacités réelles de germination des différentes espèces testées. Des phénomènes de dormance, d'inhibition et de maturation des graines déterminent la variation du pouvoir germinatif des semences de milieux sahéliens (GROUZIS, 1987); les conditions les plus favorables à leur levée sont difficiles à reproduire en milieu artificiel.

Néanmoins, les courbes de vitesse de germination des espèces testées avec un certain succès, donneront une idée de la relativité de leurs aptitudes à germer. C'est pourquoi, on y fera appel, parfois, pour appuyer l'interprétation des résultats obtenus à partir des observations effectuées sur le terrain.

- Expérimentation concernant la vitesse de croissance de quelques espèces:

L'objectif était de suivre la vitesse de croissance des espèces dominantes du tapis végétal. La comparaison de leurs aptitudes à croître sur un milieu favorable, devait permettre de tester leurs compétitivités relatives.

Les graines de quelques espèces ont donc été mises à germer dans des pots, sur de la vermiculite ou sur du terreau stérilisé, en chambre de culture.

Les conditions étaient les suivantes:

Température jour: 28 °C
 nuît: 20 °C

Lumière : 12 heures/jour

Humidité : 80 %

Arrosage : 80 à 200 cm³ par jour et par pot

A partir de l'apparition des premières germinations, des mesures de la hauteur ont été effectuées toutes les semaines; pour chaque espèce, les moyennes ont été calculées, et reportées sur un graphique.

Cependant, là encore, certaines espèces ne se sont pas aussi bien développées qu'en milieu naturel, d'autres n'ont pas du tout germé (*Setaria pumila*). Néanmoins, les résultats obtenus fournissent une idée des aptitudes relatives de croissance de quelques espèces, et pourront aider à interpréter certains phénomènes observés en conditions naturelles.





**CHAPITRE II - VARIATIONS SAISONNIERES
DES CARACTERISTIQUES DU TAPIS HERBACE
EN FONCTION DES DISPONIBILITES
HYDRIQUES DU MILIEU**

On se propose d'analyser dans quelle mesure la végétation de la zone étudiée, climatiquement plus humide que le Sahel typique, dépend également des variations intra-saisonnières des disponibilités en eau. Les déficits pluviométriques sont-ils atténués ou bien accentués par le fonctionnement hydrique des sols ? Les périodes de sécheresse intra-saisonnières ont-elles les mêmes effets sur la végétation quelle que soit leur place dans la saison ? A quel moment de la saison, la composition floristique et la structure de la végétation herbacée sont-elles irréversiblement déterminées ? La sélection des espèces agit-elle encore après la période d'établissement des plantules ? Peut-on identifier des aptitudes spécifiques à la compétition ou à la résistance au stress hydrique ?

On recherche les événements qui déterminent les variations intra-saisonnières et inter-annuelles de la végétation herbacée, ainsi que les relations dynamiques, qui lient les caractéristiques du tapis herbacé en fin de saison de croissance et l'évolution saisonnière des facteurs de l'environnement, ou des combinaisons de facteurs.

La structure de la végétation est prise ici au sens de FOSBERG (1961, dans GODRON, 1971): c'est "l'arrangement dans l'espace des composants de la végétation".

Les résultats sont présentés séparément pour chaque station; l'évolution du recouvrement global est analysé en fonction du régime hydrique du sol. On considère aussi l'évolution de la contribution au recouvrement global des espèces dominantes, l'évolution de la richesse spécifique de la station et, enfin, l'évolution du nombre moyen d'espèces par quadrat.

Une comparaison inter-annuelle et inter-station, de la structure du tapis herbacé en fin de saison de croissance, termine la présentation des résultats.

Les espèces considérées comme dominantes et co-dominantes sont celles dont la contribution au recouvrement était la plus importante à la mi-août, et dont la somme des recouvrements relatifs (R_r) atteignait au moins 80 % du recouvrement global. L'espèce dominante est celle qui a, à cette date, le recouvrement relatif le plus élevé; les espèces co-dominantes sont celles dont le

recouvrement relatif est inférieur. Si le Rr d'une espèce atteint seul le seuil des 80 %, la co-dominante d'importance inférieure n'est mentionnée que si son Rr est supérieur ou égal à 30 %.

On rappelle que 4 régimes d'alimentation en eau ont pu être testés: deux régimes de pluies naturelles (1986 et 1987), et deux régimes en partie artificiels puisque créés chaque année par deux arrosages appliqués respectivement en avril et en mai (voir partie 1.2.4.1.).

2.1. RESULTATS

2.1.1. SUR SOL FERRUGINEUX

2.1.1.1. Evolution intra-saisonnière du recouvrement global

La figure 2.1 montre l'évolution du recouvrement herbacé global de la station sur sol ferrugineux, en fonction de l'année, du traitement (irrigué ou non) et de l'évolution du stock d'eau disponible dans le sol.

En 1986, l'évolution du recouvrement global de la station fut tout aussi progressive que l'augmentation des pluies cumulées; les deux courbes, correspondant respectivement à l'évolution du recouvrement sur les quadrats irrigués et non irrigués, montrent un point d'inflexion en juillet; c'est le moment où le stock d'eau augmente et se maintient à des valeurs élevées jusqu'en fin de saison de croissance, quel que soit le traitement. Cette augmentation du stock d'eau disponible coïncide avec le début des "pluies régulières".

En 1986, l'irrigation provoque une forte augmentation du stock d'eau disponible en début de saison, mais ces valeurs élevées ne se maintiennent pas; entre les deux apports d'eau artificiels d'avril et de mai, il n'y a pas d'eau accessible aux plantes dans les 10 premiers centimètres de sol. Le démarrage du développement herbacé est cependant plus précoce sur les quadrats irrigués (première semaine de juin) que sur les quadrats non irrigués (troisième semaine de juin). De même, le maximum du recouvrement est atteint plus tôt (fin juillet-

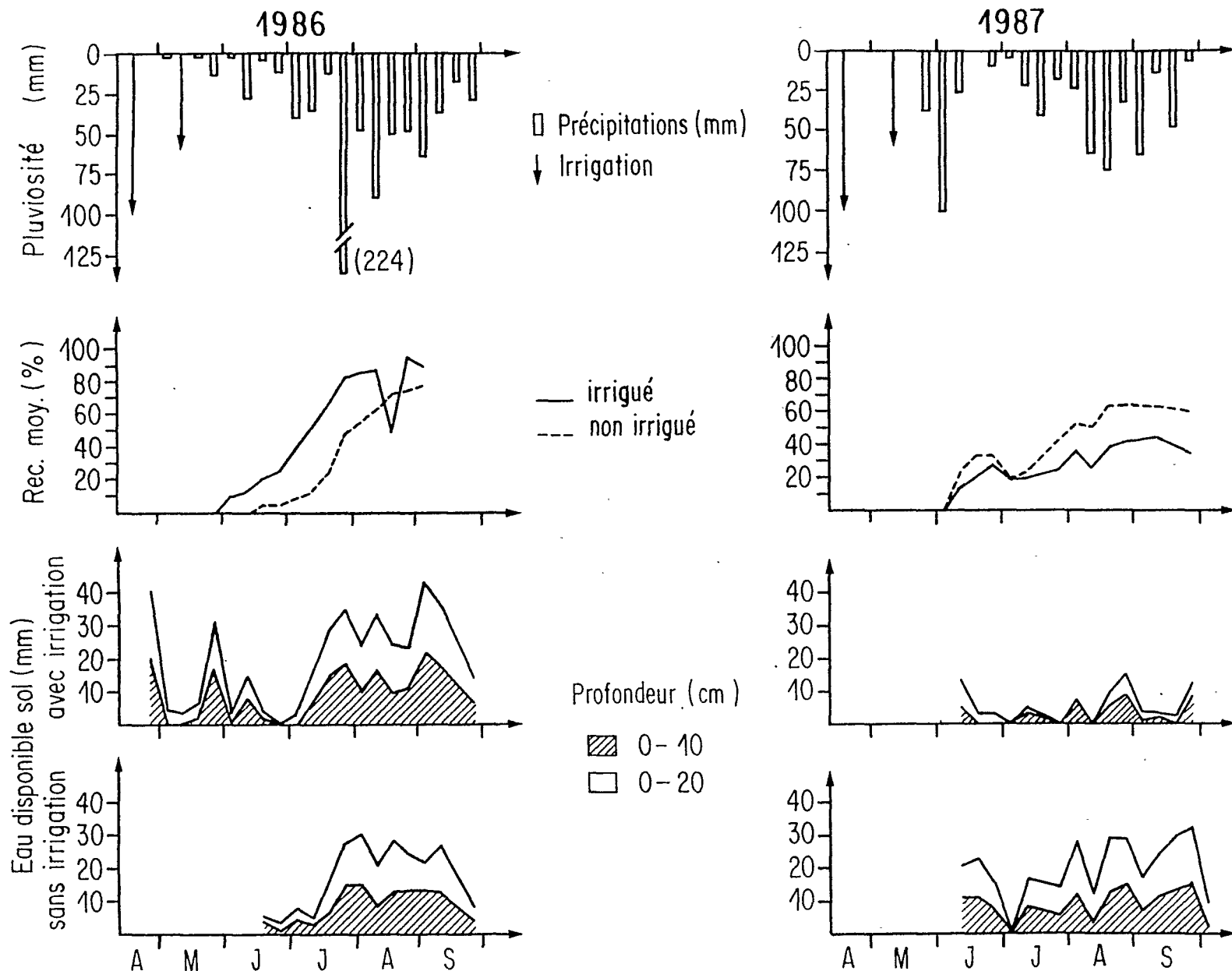


Figure 2.1 - Evolution du recouvrement herbacé global (Rec.moy.), de la pluviosité hebdomadaire et des quantités d'eau disponible dans le sol, en 1986 et 1987, pour chaque traitement (irrigué ou non), sur sol ferrugineux

début août en conditions irriguées et seulement fin août en conditions naturelles). La baisse brutale du recouvrement sur les quadrats irrigués la troisième semaine d'août, est due au broutage par un troupeau de moutons qui avait envahi le site; on remarque que la végétation s'est très vite reconstituée (en une semaine).

En 1987, au moins à partir de la deuxième semaine du mois de juin, les quadrats irrigués ont eu, paradoxalement, un stock d'eau disponible inférieur à celui des quadrats non irrigués. Cela peut être dû à une utilisation plus forte de l'eau par la végétation, en plus d'une évaporation intense en l'absence de la moindre pluie. Si l'irrigation n'a pas eu l'effet escompté sur les réserves hydriques du sol, la différence entre les deux régimes reste, malgré tout, déterminante pour la végétation.

La deuxième année, le tapis herbacé a commencé à se développer en même temps sur les quadrats irrigués et non irrigués. Les valeurs du recouvrement sur le sol dont les disponibilités hydriques étaient plus faibles sont restées inférieures, toute la saison, à celles du recouvrement sur le sol dont les disponibilités hydriques étaient plus abondantes.

Cette année là, en début de saison (mai, juin et début juillet), les variations intra-saisonnières du recouvrement pour les deux traitements suivent, avec une à deux semaines de décalage, l'évolution des pluies; les courbes décrivent un accroissement début juin, puis une chute de juin à juillet, suivie d'une remontée progressive jusqu'au maximum; celui-ci est atteint fin août pour la végétation bénéficiant de quantités d'eau plus élevées, mi-septembre pour la végétation dont les ressources hydriques étaient plus limitées.

Quel que soit le régime hydrique des deux années, il reste de l'eau entre 0 et 20 cm de profondeur au moment où le recouvrement global cesse de croître.

2.1.1.2. Evolution intra-saisonnière de la contribution des espèces dominantes au recouvrement

Les figures 2.2 et 2.3 présentent l'évolution du recouvrement relatif (Rr en %) des espèces dominantes, respectivement pour les deux années, en fonction du traitement (irrigué ou non).

En 1986, 3 espèces seulement dominaient à plus de 80 % le tapis herbacé de la surface irriguée, *Setaria pumila* n'étant pas comprise parmi elles; cependant, l'importance de cette espèce dans la station (elle y est généralement dominante) nécessitait de faire apparaître également l'évolution de sa contribution.

L'importance relative des espèces dominantes varie au cours de la saison. Certaines espèces, comme *Schizachyrium exile* ou *Indigofera secundiflora*, prennent de l'importance assez tardivement (figure 2.2). D'autres, comme *Brachiaria stigmatistata* ou *Setaria pumila*, sont plus abondantes au début du développement (figures 2.2 et 2.3). Avec la baisse des disponibilités hydriques, fin juin - début juillet, sur les quadrats irrigués en 1986, leur recouvrement relatif a diminué, au profit de *Dactyloctenium aegyptium*. La contribution de cette espèce était pourtant inférieure jusqu'à la mi-juin.

La variation intra-saisonnière des recouvrements relatifs des espèces dominantes est plus marquée en 1986 qu'en 1987.

2.1.1.3. Evolution intra-saisonnière de la richesse spécifique et du nombre moyen d'espèces par quadrat

Ces résultats sont présentés également dans les figures 2.2 et 2.3.

En 1986, l'augmentation régulière de l'eau précipitée s'est accompagnée d'une augmentation progressive du nombre d'espèces total comme du nombre moyen d'espèces par quadrat (figure 2.2). Ce

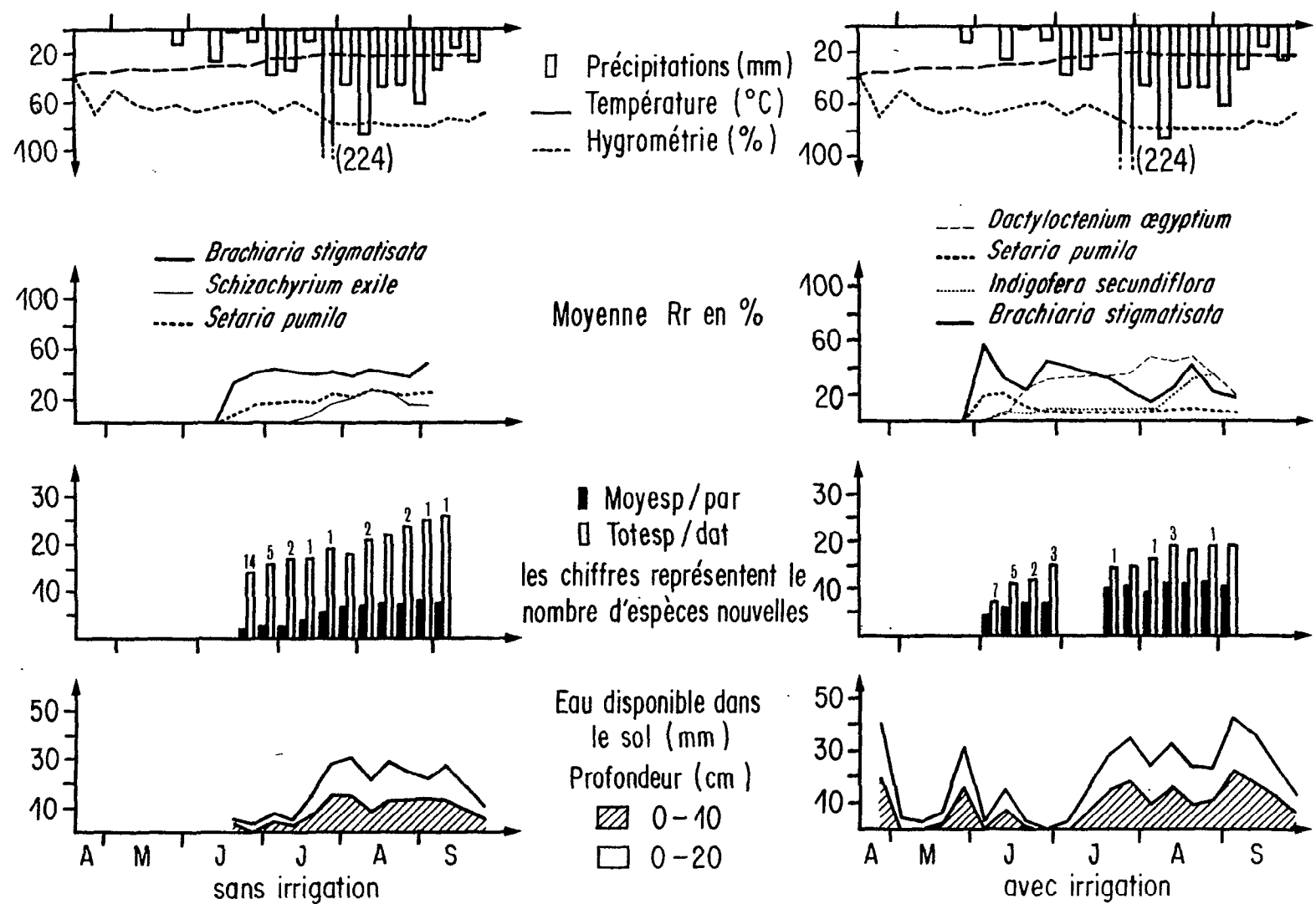


Figure 2.2 - Evolution de la contribution des espèces dominantes au recouvrement (Moyenne Rr), du nombre moyen d'espèces par quadrat (Moyesp/par) et du nombre total d'espèces (Totesp/dat), des principaux paramètres climatiques et des disponibilités hydriques du sol, en 1986, sur sol ferrugineux

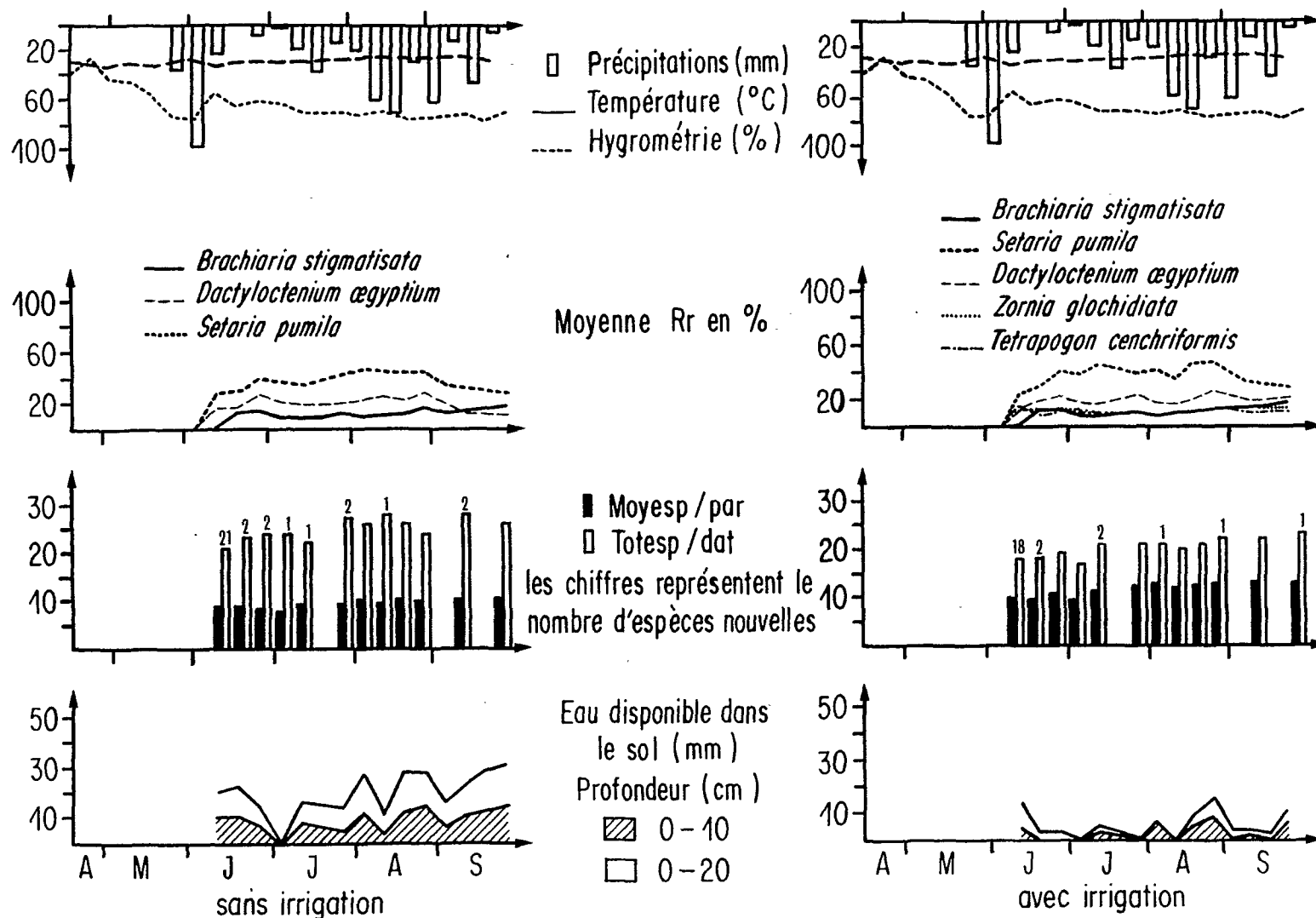


Figure 2.3 - Evolution de la contribution des espèces dominantes au recouvrement (Moyenne Rr), du nombre moyen d'espèces par quadrat (Moyesp/par) et du nombre total d'espèces (Totesp/dat), des principaux paramètres climatiques et des disponibilités hydriques du sol, en 1987, sur sol ferrugineux

dernier est resté, toute la saison, plus élevé sur les quadrats irrigués que sur les quadrats non irrigués.

En 1987, le nombre total d'espèces et le nombre d'espèces par quadrat sont maximaux dès le début du développement; ils subissent des fluctuations intra-saisonnières, autour d'une valeur moyenne à peu près constante. Malgré la faiblesse des quantités d'eau disponible dans le sol, le nombre moyen d'espèces par quadrat est resté plus élevé, toute la saison, sur la surface supplémentée en eau. Les différences étaient moins marquées qu'en 1986.

Enfin, on remarque que des espèces nouvelles apparaissent tardivement, et que leur apparition n'implique pas systématiquement une augmentation de la richesse spécifique de la station. Elle peut même être concomitante avec une baisse du nombre d'espèces total (figure 2.3, première quinzaine de juillet en conditions naturelles). Ceci signifie que des espèces disparaissent avant que le développement optimal du tapis herbacé soit atteint.

2.1.2. SUR VERTISOL

2.1.2.1. Evolution intra-saisonnière du recouvrement global

La figure 2.4 présente les résultats concernant l'évolution du recouvrement global sur vertisol, durant les deux années et pour les deux traitements hydriques.

La répartition saisonnière des disponibilités hydriques dans le vertisol varie considérablement d'une année à l'autre.

En 1986, la réponse de la végétation à l'abondance des quantités d'eau disponible dans le sol, s'est traduite par un accroissement important du recouvrement, quel que soit le traitement; les deux courbes montrent des points d'inflexion faisant suite aux semaines particulièrement arrosées et de courts paliers correspondant aux

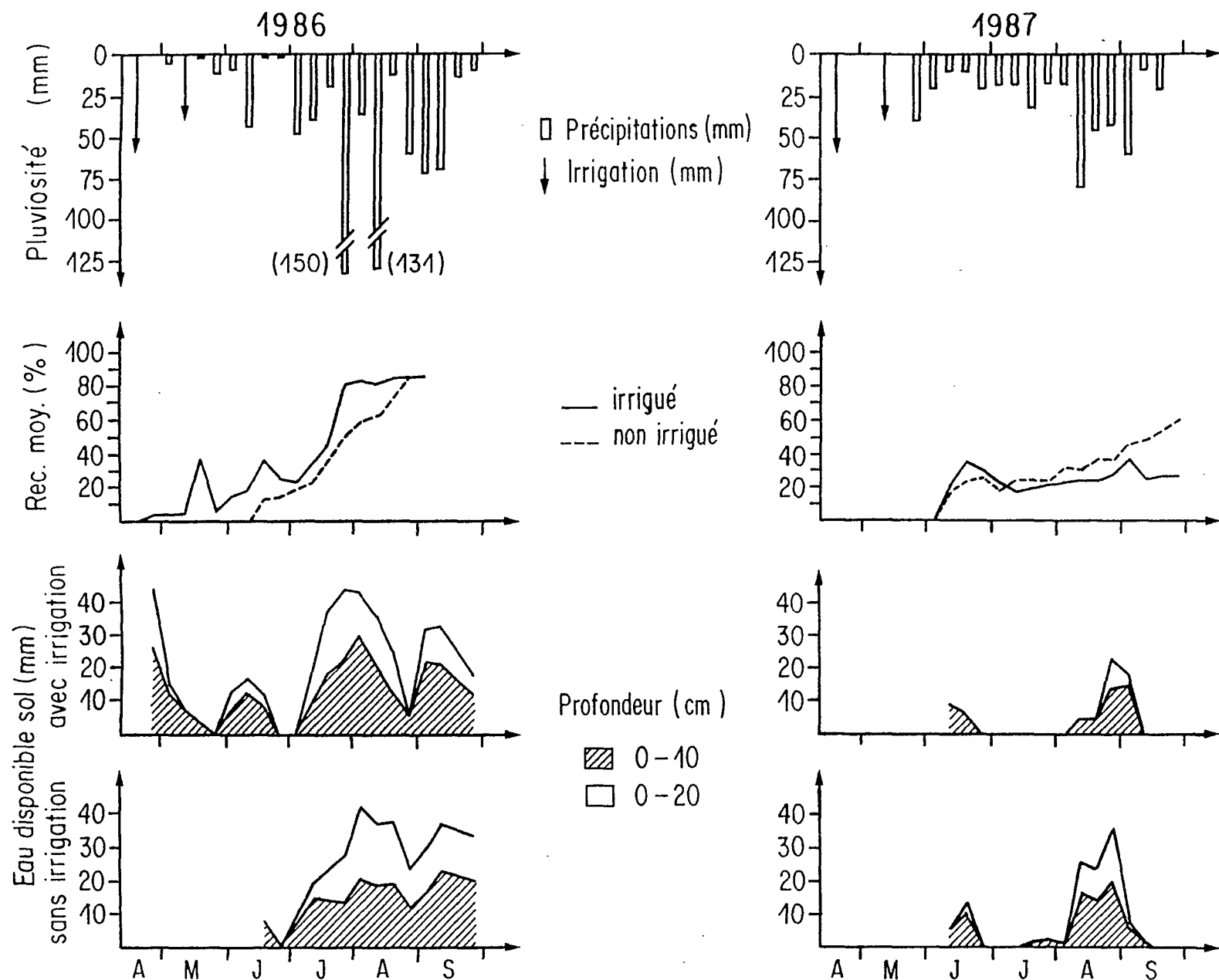


Figure 2.4 - Evolution du recouvrement herbacé global (Rec.moy.), de la pluviosité hebdomadaire et des quantités d'eau disponible dans le sol, en 1986 et 1987, pour chaque traitement (irrigué ou non), sur vertisol

semaines à précipitations moins importantes. La "croissance linéaire" démarre en juillet, avec l'arrivée des "pluies régulières".

En 1986, l'irrigation a permis une augmentation importante des disponibilités hydriques du sol, en début de saison. Il y a eu de l'eau disponible pendant presque un mois, dans les dix premiers centimètres. La réponse de la végétation herbacée s'est traduite par un démarrage très précoce sur ces quadrats (dès fin avril). Le maximum y est atteint dès fin juillet; il faut attendre fin août pour que le recouvrement de la végétation non irriguée atteigne la même valeur maximale (plus de 80 %). Il reste, dans les deux cas, des quantités importantes d'eau disponible dans le sol.

En 1987, il y a peu de différence entre les traitements, tant du point de vue de l'évolution du stock d'eau dans le sol que de celui de l'évolution du recouvrement de la végétation.

Durant la deuxième année, la faiblesse des précipitations a entraîné une forte diminution des disponibilités hydriques du sol par rapport à l'année précédente. Elles étaient inférieures à 15 mm en juin; l'évolution du recouvrement se traduit, sur la courbe, par un bombement à cette période, qui fait suite aux premières pluies de la saison (fin mai - début juin); le développement du tapis herbacé est alors légèrement plus important sur les quadrats irrigués. Durant tout le mois de juillet, le sol est resté pratiquement sec en surface; cependant, de l'eau était disponible au delà de 20 cm (voir figure 3.2, chapitre III). Le recouvrement s'est pourtant à peu près stabilisé. A partir de cette période, une plus grande aridité du sol en surface s'est traduite par des valeurs plus faibles du recouvrement global. Par contre, une augmentation assez importante des disponibilités hydriques a eu lieu au mois d'août (20 à 35 mm dans les 20 premiers centimètres de profondeur); le recouvrement a alors montré une augmentation légère. Contrairement à l'année précédente, il n'y avait plus du tout d'eau disponible, dans les 20 premiers centimètres de sol, dès la troisième semaine de septembre.

2.1.2.2. Evolution intra-saisonnière de la contribution des espèces dominantes au recouvrement

Les figures 2.5 et 2.6 présentent les résultats, respectivement pour chacune des deux années, en conditions naturelles ou sous traitement irrigué.

La contribution des espèces dominantes au recouvrement global varie considérablement à l'intérieur de la saison.

En 1986, en conditions naturelles, il y a eu un véritable étalement de l'apparition des espèces. *Schizachyrium exile* ne s'installe qu'à partir du mois de juillet, avec les "pluies régulières"; *Brachiaria stigmatizada* n'apparaît qu'après 3 semaines consécutives de pluies. Les importances relatives de *Loudetia togoensis* et d'*Andropogon pseudapricus*, fortement dominantes en début de saison, diminuent progressivement au cours de la saison.

La même année, en conditions irriguées, *Schizachyrium exile* domine le tapis herbacé au début de son développement (tout le mois de mai); mais dès le mois de juin, son importance diminue au profit de *Loudetia togoensis*.

En 1987, sous irrigation, *Loudetia togoensis*, dominante jusqu'à la fin du mois d'août, est supplantée par *Shoenefeldia gracilis*, après la période d'aridité édaphique du mois de juillet.

Comme dans le cas du sol ferrugineux, les variations intra-saisonnières des recouvrements relatifs sont particulièrement marquées en 1986.

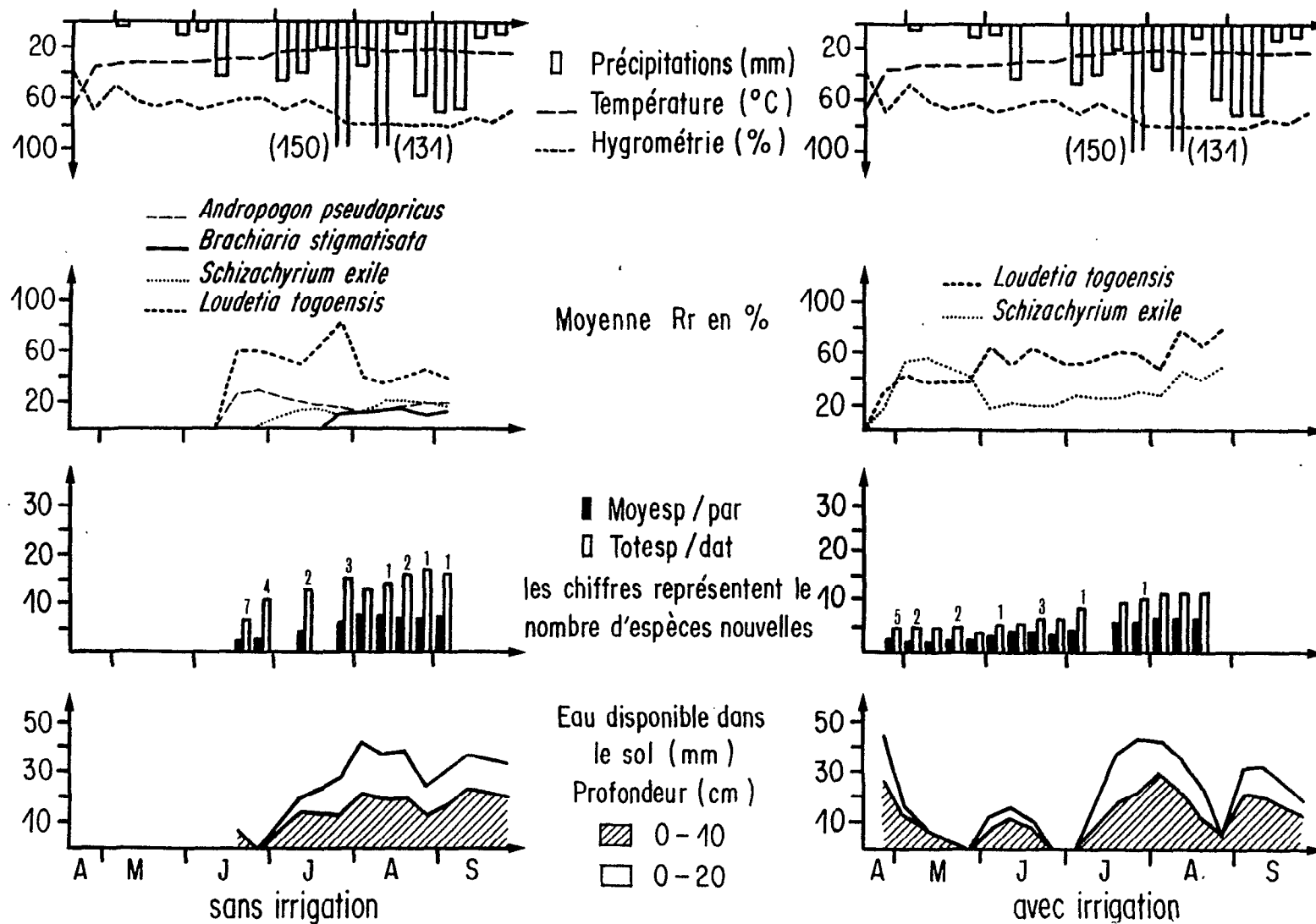


Figure 2.5 - Evolution de la contribution des espèces dominantes au recouvrement (Moyenne Rr), du nombre moyen d'espèces par quadrat (Moyesp/par) et du nombre total d'espèces (Totesp/dat), des principaux paramètres climatiques et des disponibilités hydriques du sol, en 1986, sur vertisol

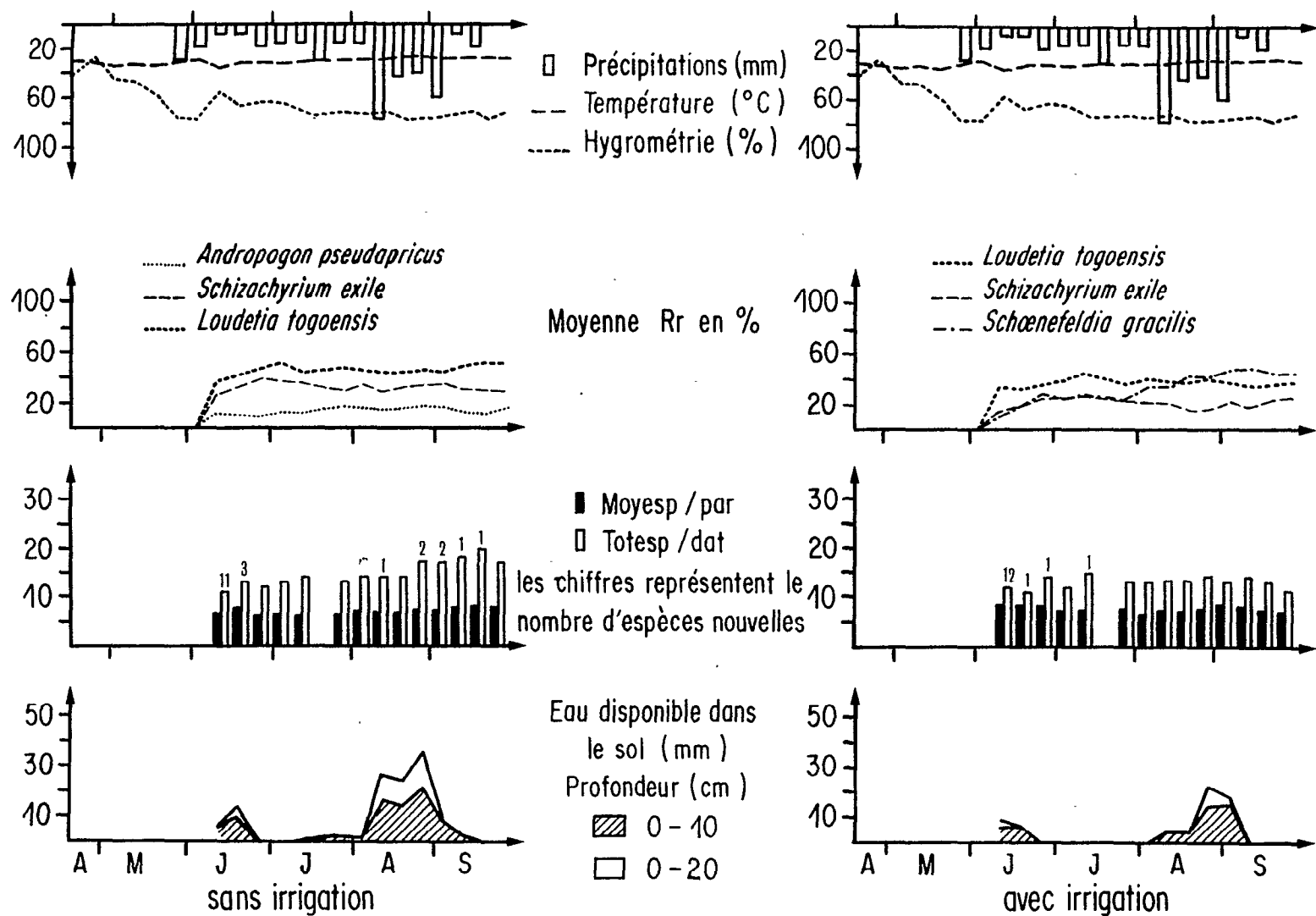


Figure 2.6 - Evolution de la contribution des espèces dominantes au recouvrement (Moyenne Rr), du nombre moyen d'espèces par quadrat (Moyesp/par) et du nombre total d'espèces (Totesp/dat), des principaux paramètres climatiques et des disponibilités hydriques du sol, en 1987, sur vertisol

2.1.2.3. Evolution intra-saisonnière de la richesse spécifique et du nombre moyen d'espèces par quadrat

Les résultats sont présentés aussi dans les figures 2.5 et 2.6.

En 1986, la richesse spécifique et le nombre moyen d'espèces par quadrat se sont accrus progressivement, avec l'augmentation, à peu près régulière, de la hauteur des précipitations hebdomadaires (figure 2.5).

En revanche, en 1987, les deux paramètres ont montré des fluctuations saisonnières autour d'une valeur moyenne à peu près stable (figure 2.6). On note cependant une légère augmentation de la richesse spécifique en fin de saison sur la surface dont le sol contenait le plus d'eau disponible en août (jusqu'à 35 mm dans les 20 premiers centimètres de profondeur).

Les deux années, l'évolution du nombre moyen d'espèces par quadrat a peu varié entre les traitements.

Les deux années, l'apparition tardive d'espèces nouvelles semble plus limitée sur les quadrats irrigués que sur les autres.

2.1.3. SUR SOL HARDE

2.1.3.1. Evolution intra-saisonnière du recouvrement global

En ce qui concerne cette station, les résultats sont consignés dans la figure 2.7.

En 1986, les relevés des quadrats non irrigués ont démarré très tard sur cette station: la dernière semaine d'août. Pour l'estimation du stock d'eau disponible par la méthode pondérale, les prélèvements de sol se sont faits à chaque relevé de végétation (voir chapitre I). En conséquence, l'évolution des disponibilités hydriques, en début de

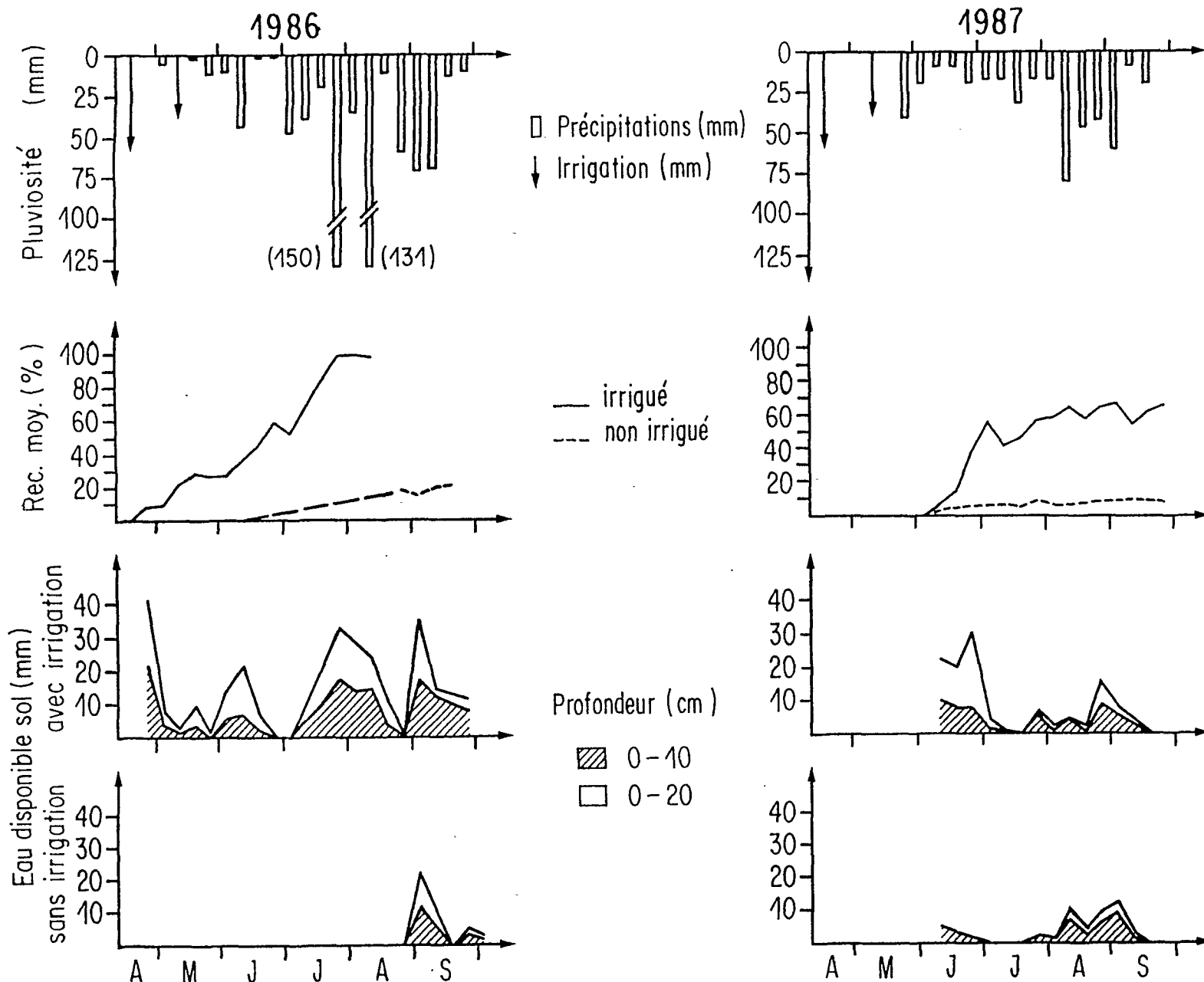


Figure 2.7 - Evolution du recouvrement herbacé global (Rec.moy.), de la pluviosité hebdomadaire et des quantités d'eau disponible dans le sol, en 1986 et 1987, pour chaque traitement (irrigué ou non), sur hardé

saison, n'est pas connue non plus. Les relevés à la sonde montrent qu'il n'y a pas eu d'eau disponible dans le sol jusqu'à fin juillet - début août (voir figure 3.3, chapitre III).

Les résultats concernant ce sol sont très significatifs.

Au cours des deux années, une quantité importante de l'eau apportée par irrigation s'est infiltrée dans le sol en début de saison. La technique d'irrigation limitait très fortement le ruissellement, contrairement aux pluies naturelles. La végétation a répondu par un développement très vite plus important que celui des quadrats non irrigués. Cependant, l'évolution saisonnière du recouvrement global, sous irrigation, n'a pas été semblable les deux années.

En 1986, l'irrigation a provoqué un démarrage très précoce (dès le mois d'avril) et le développement a été assez progressif (pente assez douce de la courbe). Le recouvrement atteignait son maximum fin juillet, alors que de l'eau restait encore disponible dans le sol.

Par contre en 1987, comme pour la végétation des deux autres sols, le début du développement du tapis herbacé n'a pas été plus précoce sur les quadrats irrigués; mais le recouvrement s'est accru très rapidement en début de saison (mois de juin); sa valeur était proche du maximum dès le début de juillet (près de 60 %). Mi juillet, il accusait une baisse légère, avec la baisse des disponibilités hydriques du sol. Puis, il réaugmentait très lentement avec les faibles disponibilités en eau du sol (moins de 10 mm d'eau).

2.1.3.2. Evolution intra-saisonnière de la contribution des espèces dominantes au recouvrement

Les figures 2.8 et 2.9 montrent l'évolution du recouvrement relatif des espèces dominantes, respectivement pour 1986 et 1987, en fonction du traitement et des disponibilités hydriques du sol.

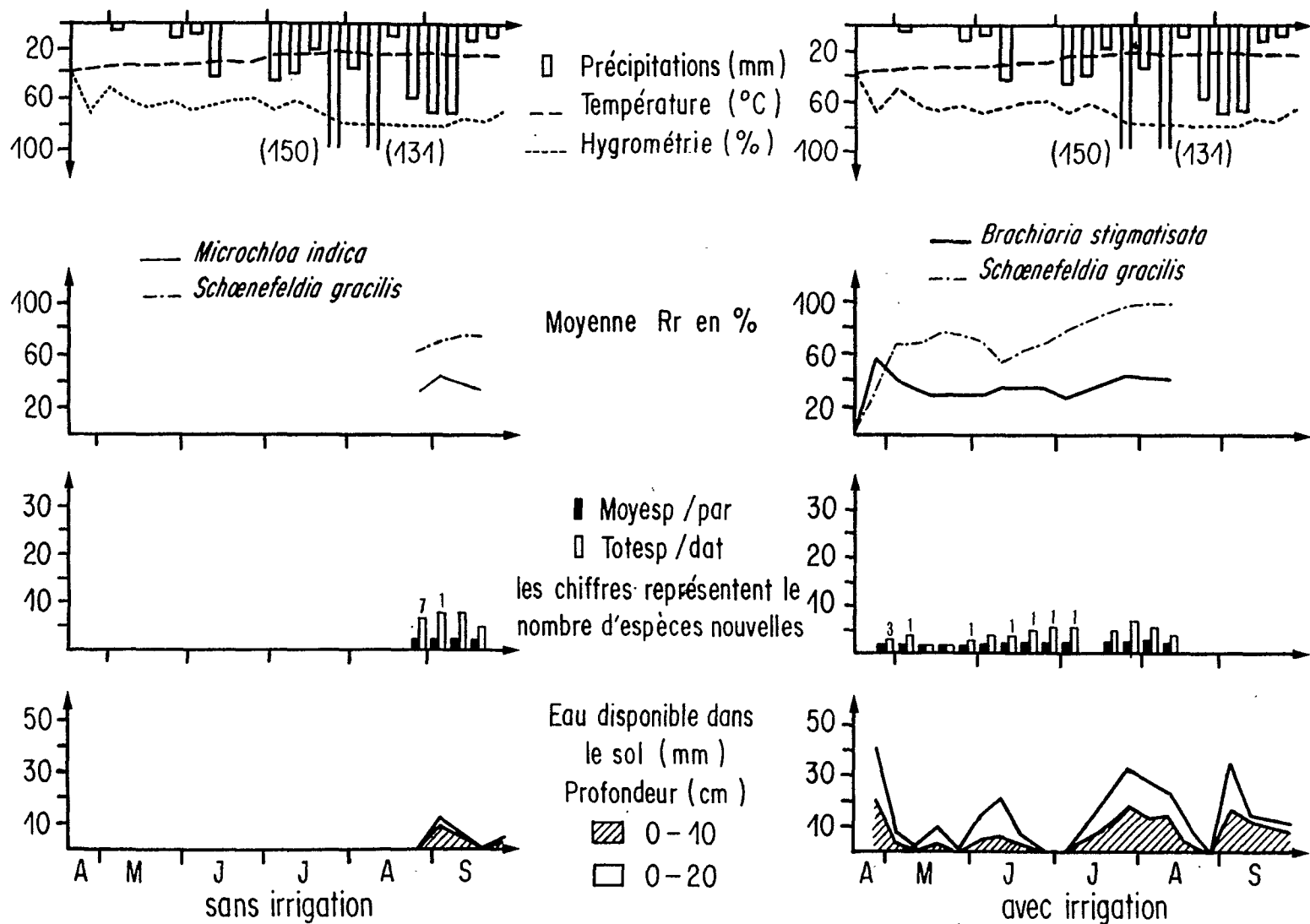


Figure 2.8 - Evolution de la contribution des espèces dominantes au recouvrement (Moyenne Rr), du nombre moyen d'espèces par quadrat (Moyesp/par) et du nombre total d'espèces (Totesp/dat), des principaux paramètres climatiques et des disponibilités hydriques du sol, en 1986, sur hardé

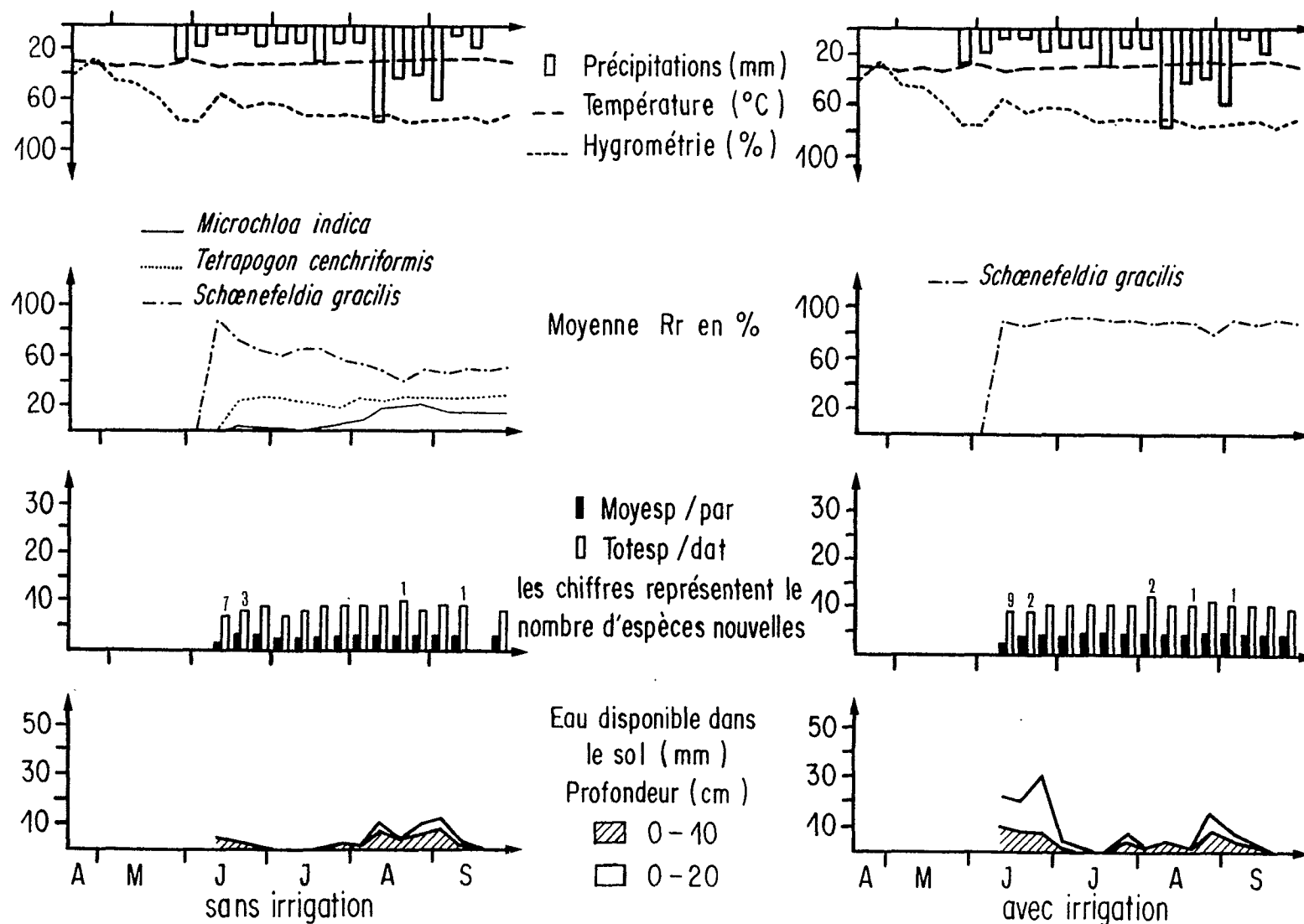


Figure 2.9 - Evolution de la contribution des espèces dominantes au recouvrement (Moyenne Rr), du nombre moyen d'espèces par quadrat (Moyesp/par) et du nombre total d'espèces (Totesp/dat), des principaux paramètres climatiques et des disponibilités hydriques du sol, en 1987, sur hardé

On constate, comme pour les deux autres sols, que les recouvrements relatifs des espèces dominantes varient au cours de la saison.

En 1986, *Brachiaria stigmatisata* a été dominante immédiatement après l'irrigation d'avril mais dès le mois de mai, son importance diminuait au profit de *Schoenefeldia gracilis* (figure 2.8).

En 1987, en conditions naturelles, *Schoenefeldia gracilis* était très importante dans le tapis herbacé en début de saison (juin); progressivement son importance diminuait jusqu'à la fin du développement. En revanche, le recouvrement relatif d'espèces comme *Microchloa indica* augmentait seulement en août (figure 2.9). En conditions irriguées, au contraire, l'importance de *Schoenefeldia gracilis* demeurait constante toute la saison.

2.1.3.3. Evolution intra-saisonnière de la richesse spécifique et du nombre moyen d'espèces par quadrat

Les résultats sont présentés également dans les figures 2.8 et 2.9 pour chacune des années.

La richesse spécifique, comme le nombre moyen d'espèces par quadrat, reste très faible toute la saison, quel que soit le traitement. Les variations sont, par conséquent, peu sensibles.

Très peu d'espèces apparaissent après le début du développement du tapis.

2.1.4. VARIATIONS INTER-ANNUELLES DES CARACTERISTIQUES DU TAPIS HERBACE EN FIN DE SAISON DE CROISSANCE

On compare ici les états du tapis herbacé en fin de saison de croissance, en fonction des régimes hydriques saisonniers.

La phase de stabilisation du recouvrement herbacé se situe, en moyenne pour tous les sols quel que soit le régime hydrique, vers le mois d'août. Cette phase correspond au moment où le développement saisonnier maximal est atteint. Relativement peu d'espèces apparaissent en général après le mois d'août. De toutes manières, elles ne peuvent plus constituer des populations importantes. A partir de fin août - début septembre, la pluviosité diminue et les plantes commencent à se dessécher.

On peut donc situer, en moyenne, la fin de la croissance du tapis herbacé, lors de la deuxième semaine d'août. A cette période, la végétation est installée, la majorité des plantes la constituant sont au stade adulte et le tapis herbacé n'est pas encore soumis à un dessèchement important.

2.1.4.1. Etats de la végétation sur le sol ferrugineux au mois d'août

Les tableaux 2.1 et 2.3 présentent la composition floristique et la structure de la végétation herbacée, sur le sol ferrugineux à la mi-août, pour les 4 régimes hydriques du sol.

35 % des espèces sont présentes à la mi-août quel que soit le régime hydrique (tableau 2.1). Cependant, il existe très peu d'espèces qui soient propres à un seul régime pluviométrique: 3 % du nombre total sont propres au régime 1986 non irrigué, 6 % au régime 1987 non irrigué. Les deux années, l'irrigation n'a fait apparaître aucune espèce nouvelle.

Le nombre total d'espèces sur la station est compris entre 19 et 28 espèces, et le nombre moyen d'espèces par quadrat va de 8 à 12 espèces.

Le recouvrement global croît avec les disponibilités hydriques du sol. Le régime le plus drastique a induit le recouvrement le plus faible

Tableau 2.1 : Structure de la végétation sur sol ferrugineux en fonction de l'année et du traitement (irrigué ou non), mi-août.

Br. st. : *Brachiaria stigmatistata*
 Se. ex. : *Schizachyrium exile*
 Se. pu. : *Setaria pumila*
 Da. ac. : *Dactyloctenium aegyptium*
 In. se. : *Indigofera secundiflora*
 Zo. gl. : *Zornia glochidiata*
 Te. ce. : *Tetrapogon cenchrifomis*

SOL FERRUGINEUX MI-AOUT	1986 non irrigué	1986 irrigué	1987 non irrigué	1987 irrigué
TOTAL ESPECES	22	19	28	20
% ESPECES COMMUNES	35 %			
% ESPECES PROPRES	3 %	0 %	6 %	0 %
Nb ESP/QUADRAT	8	11	10	12
RECOUVREMENT GLOBAL	63 %	88 %	51 %	26 %
RECOUVREMENT RELATIF (en %) DES ESPECES DOMINANTES	Br. st.(43) Da. ae.(44) Se. pu.(44) Se. pu.(35) Sc. ex.(27) Br. st.(23) Da. ae.(25) Da. ae.(16) Se. pu.(27) In. se.(18) Br. st.(15) Br. st.(11) Zo. gl.(11) Te. ce.(10)			

Tableau 2.2 : Structure de la végétation sur vertisol en fonction de l'année et du traitement (irrigué ou non), mi-août.

Lo. to. : *Loudetia togoensis*
 Sc. ex. : *Schizachyrium exile*
 An. ps. : *Andropogon pseudapricus*
 Br. st. : *Brachiaria stigmatistata*

VERTISOL MI-AOUT	1986 non irrigué	1986 irrigué	1987 non irrigué	1987 irrigué
TOTAL ESPECES	14	12	14	13
% ESPECES COMMUNES	40 %			
% ESPECES PROPRES	10 %	0 %	10 %	0 %
Nbre ESP/QUADRAT	8	7	7	7
RECOUVREMENT GLOBAL	62 %	82 %	31 %	24 %
RECOUVREMENT RELATIF (en %) DES ESPECES DOMINANTES	Lo. to.(34) Lo. to.(78) Lo. to.(44) Lo. to.(37) Sc. ex.(20) Sc. ex.(45) Sc. ex.(28) Sc. gr.(33) An. ps.(15) An. ps.(15) Sc. ex.(21) Br. st.(15)			

Tableau 2.3 : Composition floristique sur sol ferrugineux, en fonction de l'année et du traitement (irrigué ou non).

* présentes vivantes mi-août.

x recensées au cours de la saison mais absente mi-août.

	1986 non irrigué	1986 irrigué	1987 non irrigué	1987 irrigué
<i>Andropogon pseudapricus</i>	x	x	x	x
<i>Aristida adscensionis</i>	x	x	*	*
<i>Brachiaria stigmatistata</i>	*	*	*	*
<i>Chloris pilosa</i>	x	x	*	*
<i>Crotalaria barkae</i>	*	*	*	*
<i>Dactyloctenium aegyptium</i>	*	*	*	*
<i>Digitaria leucardii</i>	x	x	*	*
<i>Indigofera secundiflora</i>	*	*	*	x
<i>Loudetia togoensis</i>	*	*	*	*
<i>Microchloa indica</i>	x	x	*	*
<i>Pennisetum pedicellatum</i>	*	*	*	*
<i>Schizachyrium exile</i>	*	*	*	*
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	*	*	*	*
<i>Setaria pumila</i>	*	*	*	*
<i>Spermacoce ruelliae</i>	*	*	*	*
<i>Spermacoce stachydea</i>	*	*	*	*
<i>Sporobolus festivus</i>	*	*	*	*
<i>Tetrapogon cenchrifolius</i>	*	x	*	*
<i>Zornia glochidiata</i>	*	*	*	*
<i>Aristida hordeacea</i>	x	x	*	
<i>Ipomea eriocarpa</i>	x	*	*	
<i>Striga hermonthica</i>	x	*	x	
<i>Urochloa trichopus</i>	*	*	*	
<i>Spermacoce filifolia</i>	*	*		x
<i>Fimbristylis hispidula</i>	x	x		x
<i>Indigofera stenophylla</i>	*		*	*
<i>Aneilema lanceolatum</i>	*	*		
<i>Panicum laetum</i>	x	x		
<i>Stylochiton hypogaeus</i>	*	*		
<i>Brachiaria lata</i>			*	*
<i>Crotalaria microcarpa</i>			*	*
<i>Cassia mimosoides</i>	x		*	
<i>Euphorbia convolvuloides</i>	*		*	
<i>Drimiopsis barteri</i>	*		x	
<i>Eragrostis turgida</i>	x			x
<i>Alysicarpus rugosus</i>	*			
<i>Eragrostis ciliaris</i>	x			
<i>Sporobolus microprotus</i>	x			
<i>Kohautia grandiflora</i>		x		
<i>Cassia obtusifolia</i>			*	
<i>Chorchorus tridens</i>			x	
<i>Sida cordifolia</i>			*	
% espèces installées ⁽¹⁾ :	61 %	65 %	87 %	80 %

(1) nombre d'espèces vivantes mi-août/nombre total d'espèces recensées au cours de la saison.

(26 %); le régime le plus favorable (grosses quantités d'eau sur une longue durée) a présenté le recouvrement le plus élevé (88 %).

La contribution des taxons dominants au recouvrement a peu varié d'un régime à l'autre (même nombre d'espèces dominantes et à peu près même recouvrement relatif des plus abondantes). Mais ce ne sont pas les mêmes espèces qui dominent. Durant l'année la plus sèche (1987), la composition du couvert a été plus stable de ce point de vue (on retrouve *Setaria pumila*, *Dactyloctenium aegyptium*, *Brachiaria stigmatistata* sous les deux traitements). De plus, la baisse des disponibilités hydriques saisonnières dans le sol a diminué l'abondance relative des espèces dominantes. On note que si *Setaria pumila*, de par sa hauteur plus élevée, paraît à première vue dominer chaque année le tapis herbacé, son recouvrement relatif est, en réalité, très variable, et souvent plus faible que celui d'espèces tallantes, plus basses, comme *Dactyloctenium aegyptium* ou *Brachiaria stigmatistata*.

En 1986, entre 61 et 65 % des espèces apparues au cours de la saison étaient présentes vivantes la deuxième semaine d'août (tableau 2.3). En 1987, le pourcentage d'espèces installées par rapport au nombre total d'espèces recensées montait jusqu'à 80 à 87 %. Par contre, il y a peu de différences entre les proportions d'espèces installées sur les quadrats irrigués et non irrigués.

2.1.4.2. Etats de la végétation sur le vertisol au mois d'août

Les tableaux 2.2 et 2.4 présentent les résultats concernant la structure du tapis herbacé sur vertisol.

La composition floristique de la station paraît un peu plus stable que celle du sol ferrugineux, puisque 40 % des espèces sont présentes sous tous les régimes hydriques (tableau 2.2). 20 % des espèces sont propres à un seul régime; mais ce pourcentage, plus élevé que sur le sol ferrugineux, est le fait de 4 espèces en tout; il ne correspond donc pas à un nombre beaucoup plus élevé d'espèces propres (3 sur sol

Tableau 2.4 : Composition floristique sur vertisol, en fonction de l'année et du traitement (irrigué ou non).

* présentes vivantes mi-août.

x recensées au cours de la saison mais absente mi-août.

	1986 non irrigué	1986 irrigué	1987 non irrigué	1987 irrigué
<i>Andropogon pseudapricus</i>	*	*	*	*
<i>Brachiaria stigmatistata</i>	*	*	*	*
<i>Cassia mimosaoides</i>	*	x	*	*
<i>Loudetia togoensis</i>	*	*	*	*
<i>Schizachyrium exile</i>	*	*	*	*
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	*	*	*	*
<i>Setaria pumila</i>	*	*	*	*
<i>Spermacoce ruelliae</i>	*	*	*	*
<i>Sporobolus festivus</i>	*	*	*	*
<i>Tetrapogon cenchrifolius</i>	x	x	*	*
<i>Andropogon gayanus</i>	x	x	x	
<i>Eragrostis ciliaris</i>	x	x	x	
<i>Eragrostis turgida</i>	x	x	x	
<i>Euphorbia convolvuloides</i>	*	*	*	
<i>Spermacoce filifolia</i>	*	*	x	
<i>Drimiopsis barteri</i>	*	*		*
<i>Pennisetum pedicellatum</i>	x	*		x
<i>Fimbristylis hispidula</i>	x		x	x
<i>Microchloa indica</i>	x		*	*
<i>Hachelochloa granularis</i>	x	x		
<i>Aristida hordeacea</i>		x	x	
<i>Panicum laetum</i>			x	*
<i>Chrysanthellum americanum</i>	*			
<i>Dactyloctenium aegyptium</i>	x			
<i>Digitaria leucardii</i>	x			
<i>Indigofera secundiflora</i>	x			
<i>Indigofera stenophila</i>	*			
<i>Kohautia grandiflora</i>	x			
<i>Urochloa trichopus</i>	x			
<i>Stylochiton hypogaeus</i>		x		
<i>Alysicarpus rugosus</i>			*	
<i>Chloris pilosa</i>			*	
% espèces installées ⁽¹⁾ :	52 %	60 %	67 %	87 %

(1) nombre d'espèces vivantes mi-août/nombre total d'espèces recensées au cours de la saison.

ferrugineux). L'irrigation n'a pas non plus fait apparaître d'espèces nouvelles.

Le nombre total d'espèces recensées à la mi-août est inférieur à celui du sol ferrugineux: 12 à 14 espèces; le nombre d'espèces par quadrat a été pratiquement constant sous tous les régimes, et inférieur à celui du sol ferrugineux (7 à 8 espèces par quadrat).

Comme pour le sol ferrugineux, le régime hydrique le plus drastique a eu le recouvrement global le plus faible (24 %), tandis que le plus favorable a eu le recouvrement global le plus élevé (82 %). Les valeurs du recouvrement au mois d'août sont comparables sur vertisol et sol ferrugineux, à l'exception de 1987 non irrigué (31 % sur vertisol contre 51 % sur sol ferrugineux).

En ce qui concerne les espèces dominantes, les mêmes espèces sont présentes d'un régime à l'autre (*Loudetia togoensis*, *Scizachyrium exile*, *Andropogon pseudapricus*); par contre, leurs contributions relatives varient considérablement. Pour une même année (1986 ou 1987), les régimes hydriques les plus arides ont entraîné les dominances les moins marquées, à la mi-août (plus faibles recouvrements relatifs et/ou plus grand nombre d'espèces contribuant au recouvrement pour plus de 80 %). En 1987, on note que sur le sol resté dépourvu d'eau en surface le plus longtemps (un mois et demi), *Schoenefeldia gracilis* a pris une importance considérable (33 %).

Les deux années, l'irrigation a accru la proportion d'espèces installées au mois d'août, par rapport au nombre total d'espèces recensées dans la saison: il passe de 52 % à 60 % en 1986 et de 67 % à 87 % en 1987 (tableau 2.4). La variation inter-annuelle de ce pourcentage est donc différente de celle observée sur le sol ferrugineux (61 à 65 % en 1986 et 87 à 80 % en 1987, tableau 2.3).

2.1.4.3. Etats de la végétation sur le sol hardé au mois d'août

Les tableaux 2.5 et 2.6 présentent les résultats concernant le sol hardé.

Le nombre total d'espèces présentes à la mi-août est nettement inférieur à celui observé sur les deux autres sols (4 à 10 espèces), de même que le nombre d'espèces par quadrat (entre 2 et 4 espèces).

On constate également qu'un nombre d'espèces, nettement plus faible que sur les deux autres sols, se maintient sous tous les régimes hydriques (15 %, tableau 2.5). Ce chiffre reflète une variabilité très grande de la composition floristique de la station. Cependant, aucune espèce n'est propre à un seul régime, excepté sur les quadrats non irrigués en 1987 (*Aristida adscensionis*, tableau 2.6, représentant 8 % des 9 espèces vivantes au mois d'août, tableau 2.5).

La partie irriguée en 1987 sur le sol hardé n'a pas subi un dessèchement du sol comme celle des deux autres stations (figure 2.9). Parallèlement, le recouvrement global, très faible en conditions naturelles, a été accru considérablement par l'apport artificiel d'eau, chaque année: on passe, au mois d'août, de 10 % à 98 % en 1986 et de 6 % à 65 % en 1987, soit un recouvrement des quadrats irrigués environ dix fois supérieur au recouvrement des quadrats non irrigués.

Cet accroissement s'est accompagné, systématiquement, d'un renforcement tout aussi spectaculaire de la dominance de *Schoenefeldia. gracilis* au mois d'août. Son recouvrement relatif est passé de 64 à 96 % en 1986 et de 48 à 88 % en 1987 (tableau 2.5). L'irrigation a éliminé des espèces co-dominantes, comme *Microchloa indica*; en 1986, cette espèce n'est même pas apparue sur les quadrats ayant été irrigués (tableau 2.6).

Tableau 2.5 : Structure de la végétation sur sol hardé en fonction de l'année et du traitement (irrigué ou non), mi-août.

Sc. gr. : *Schoenefeldia gracilis*Mi. in. : *Microchloa indica*Br. st. : *Brachiaria stigmatistata*Te. ce. : *Tetrapogon cenchriformis*

SOL HARDE MI-AOUT	1986 non irrigué	1986 irrigué	1987 non irrigué	1987 irrigué
TOTAL ESPECES	7	4	9	10
% ESPECES COMMUNES	15 %			
% ESPECES PROPRES	0 %	0 %	8 %	0 %
Nb ESP/QUADRAT	3	2	3	4
RECOUVREMENT GLOBAL	10 %	98 %	6 %	65 %
RECOUVREMENT RELATIF (en %) DES ESPECES DOMINANTES	Sc. gr.(64) Mi. in.(34)	Sc. gr.(96) Br. st.(39)	Sc. gr.(48) Te. ce.(23) Mi. in.(18)	Sc. gr.(88)

Tableau 2.6 : Composition floristique sur sol hardé, en fonction de l'année et du traitement (irrigué ou non).

* présentes vivantes mi-août.

x recensées au cours de la saison mais absente mi-août.

	1986 non irrigué	1986 irrigué	1987 non irrigué	1987 irrigué
<i>Loudetia togoensis</i>	*	x	*	*
<i>Schizachyrium exile</i>	*	*	*	*
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	*	*	*	*
<i>Tetrapogon cenchriformis</i>	x	x	*	*
<i>Brachiaria stigmatistata</i>	*	*		*
<i>Drimiopsis barteri</i>	*	x		*
<i>Pennisetum pedicellatum</i>		*	*	x
<i>Microchloa indica</i>	*		*	*
<i>Andropogon pseudapricus</i>		x		*
<i>Indigofera stenophila</i>			x	x
<i>Kohautia grandiflora</i>			*	*
<i>Sporobolus festinus</i>			*	*
<i>Setaria pumila</i>	*			x
<i>Tripogon minimus</i>	x		x	
<i>Eragrostis turgida</i>		x		
<i>Aristida adscensionis</i>			*	
<i>Aristida hordeacea</i>			x	
<i>Panicum laetum</i>				x
<i>Striga hermonthica</i>				x
% espèces installées ⁽¹⁾ :	78 %	44 %	75 %	67 %

(1) nombre d'espèces vivantes mi-août/nombre total d'espèces recensées au cours de la saison.

L'irrigation a aussi fait baisser le pourcentage d'espèces réussissant à s'installer (tableau 2.6): il passe de 78 % à 44 % en 1986, et de 75 % à 67 % en 1987. La variation de ce pourcentage est encore différente de celle observée sur les deux autres sols (tableaux 2.3 et 2.4).

2.2. DISCUSSION

2.2.1. CARACTERISTIQUES DES PHASES DU DEVELOPPEMENT HERBACE

La forme générale de l'ensemble des courbes montrant l'évolution saisonnière du recouvrement global de la strate herbacée est similaire à celle de l'évolution de la biomasse en milieux sahéliens obtenue par d'autres auteurs (CORNET, 1981; DE RIDDER, STROOSNIJDER et CISSE, 1982; PENNING DE VRIES, 1982; HIERNAUX, 1984; CISSE, 1986; GROUZIS, 1987). C'est une forme en "S" (sigmoïde), dans laquelle on peut distinguer trois phases:

La première phase est la **"phase d'établissement"** (GROUZIS, 1987). Théoriquement, elle débute dès les premières pluies occasionnant une levée, et se prolonge jusqu'à l'apparition des **"pluies régulières"** (HIERNAUX, 1984) ou **"grandes pluies"** (PENNING DE VRIES et DJITEYE, 1982; CISSE, 1986). Elle inclut la germination et l'installation des plantes annuelles qui colonisent rapidement le sol nu. Soumises aux aléas des disponibilités hydriques à cette période, en liaison avec l'irrégularité des premières pluies, elles se maintiennent ou meurent en laissant la place à d'autres germinations. C'est donc une période de développement très irrégulier du tapis. Toutes les ressources acquises par les plantules sont investies dans l'accroissement de la biomasse et la formation de nouveaux organes. C'est, pour les plantes, une période de **"croissance exponentielle"** (PENNING DE VRIES, 1982), interrompue souvent par une disparition brutale.

La deuxième phase correspond à une **"croissance rapide"** (GROUZIS, 1987), mais **"linéaire"** (PENNING DE VRIES, 1982).

L'accroissement de matière végétale par unité de surface et de temps est à peu près constant. Comme dans les zones sahéliennes (voir auteurs précédemment cités), cette phase commence généralement début juillet pour s'achever entre mi-août et mi-septembre. Elle correspond à des conditions hydriques le plus souvent favorables, **grâce à l'augmentation de la fréquence des pluies** plutôt qu'à celle des quantités d'eau précipitées. C'est la période où, même si des germinations continuent d'apparaître (voir chapitre III), les plantules déjà en place peuvent se développer, grâce à une alimentation régulière en eau; d'où l'appellation de **"croissance continue"** (CISSE, 1986). Les produits de la photosynthèse sont, progressivement, de plus en plus investis dans l'entretien de la plante, et non plus seulement dans la formation de nouveaux organes, bien que cette dernière utilisation prévale encore.

La troisième phase est une phase de **stabilisation du recouvrement** herbacé. La croissance cesse et le recouvrement maximal est atteint, même si le sol conserve des disponibilités hydriques importantes encore (voir figures 2.1, 2.4 et 2.7). Si les Dicotylédones annuelles, et certaines Monocotylédones, continuent de croître lentement (CISSE, 1986), pour la plupart des plantes (Graminées annuelles), les ressources sont entièrement investies dans les organes reproducteurs, qui ne contribuent plus à la photosynthèse. C'est pourquoi, la plupart des auteurs qualifient cette phase de **"phase de maturation"** de la communauté végétale (GROUZIS, 1987; PENNING DE VRIES, 1982). La phénologie sera traitée en détail dans le chapitre III; mais, d'ores et déjà, on peut confirmer la concomitance de l'arrêt de l'accroissement du recouvrement herbacé, et de l'entrée en période de reproduction de la plupart des espèces qui le constituent (Graminées et autres).

Ce schéma d'ensemble ne représente qu'une évolution moyenne du couvert; en effet, **les différences entre stations, entre années et entre traitements** (irrigué ou non) **sont importantes**. Elles portent sur la forme de la courbe et sur le maximum atteint.

2.2.2. EFFETS DE LA VARIATION DE LA PLUVIOSITE

2.2.2.1. Comparaison de la pluviosité des deux années

Pour SUCHEL (1972), STROOSNIJDER et VAN HEEMST (1982), HIERNAUX (1984), BALDY (1986), ..., une saison des pluies se caractérise, non seulement par les quantités d'eau tombées, mais également par la date des précipitations, leur répartition dans le temps, et la durée des périodes qui les séparent.

La figure 2.10 compare la répartition mensuelle moyenne des pluies à Mouda, au cours des deux années, par rapport à la distribution mensuelle moyenne des pluies à Maroua-Salak.

Les pluies ont débuté plus tôt en 1986 (première semaine de mai) qu'en 1987 (quatrième semaine de mai).

Mais, tandis qu'en 1986, la saison démarrait par de très petites pluies, avec une augmentation régulière jusqu'au mode (situé la quatrième semaine de juillet), en 1987, au contraire, les premières pluies furent plus importantes (fin mai et début juin); mais elles ont été suivies d'une période relativement peu pluvieuse (moins de 40 mm par semaine) jusqu'à la mi-août; la distribution saisonnière était très irrégulière.

Cette différence, dans la répartition intra-saisonnière des pluies, a entraîné une différenciation des régimes hydriques semi-artificiels, à la suite des mêmes irrigations précoces, au cours des deux années. En effet, tandis que les deux arrosages, effectués en 1986, ont été suivis de semaines peu pluvieuses, mais pluvieuses tout de même, en 1987 en revanche, les irrigations ont eu lieu en période de sécheresse climatique absolue.

Ces quatre "régimes pluviométriques" sont donc très différents, et leurs effets sur la dynamique de la végétation reflètent ces variations.

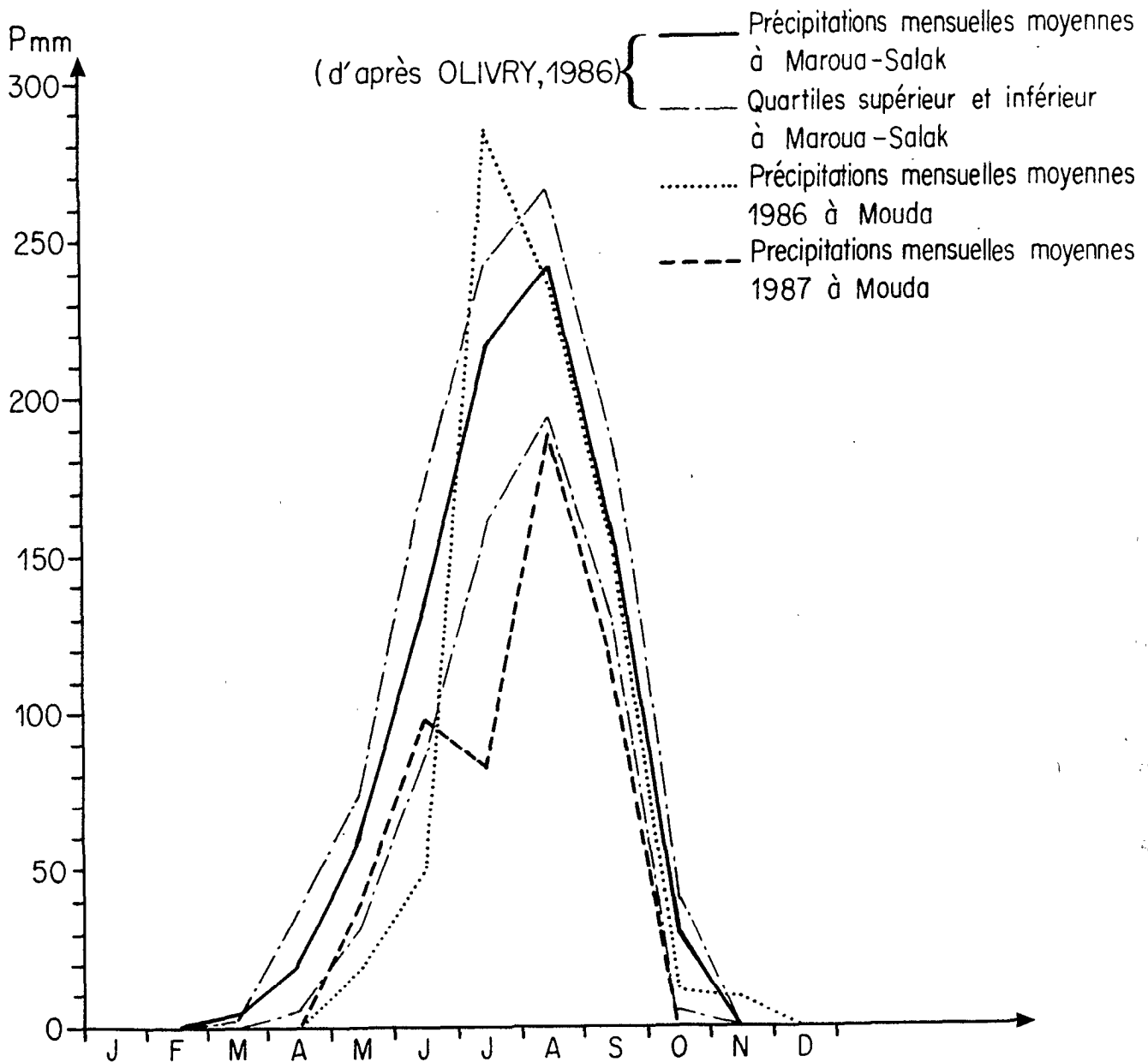


Figure 2.10 - Comparaison de la répartition des pluies mensuelles au cours de 1986 et 1987, à Mouda, et de la distribution normale des pluies mensuelles à Salak

2.2.2.2. Effets sur le développement du tapis herbacé

Les résultats (partie 2.1.) mettent en évidence la **constance de quelques phénomènes sur toutes les stations, qui peuvent donc être reliés, principalement, aux caractéristiques des régimes pluviométriques:**

- en conditions naturelles, les premières plantules sont apparues plus tôt en 1987 qu'en 1986 (mi-juin en 1987, fin-juin en 1986), mais le développement final du tapis herbacé était moins important la deuxième année;
- l'irrigation en 1986 a induit un développement plus précoce (démarrage et recouvrement maximum) du tapis herbacé;
- l'irrigation en 1987 n'a pas induit une apparition plus précoce des premières plantules de la saison.

On tente, ci-dessous, d'expliciter ces relations, en considérant deux étapes: le démarrage du développement et le développement proprement dit.

a) Effets de la pluviosité sur le démarrage du développement:

En conditions contrôlées, considérées comme optimales (étuve à germination), les graines des quelques espèces testées commencent à germer après 1 ou 2 jours seulement, et en 4 à 7 jours, elles atteignent leur pourcentage de germination maximum (figure 2.11).

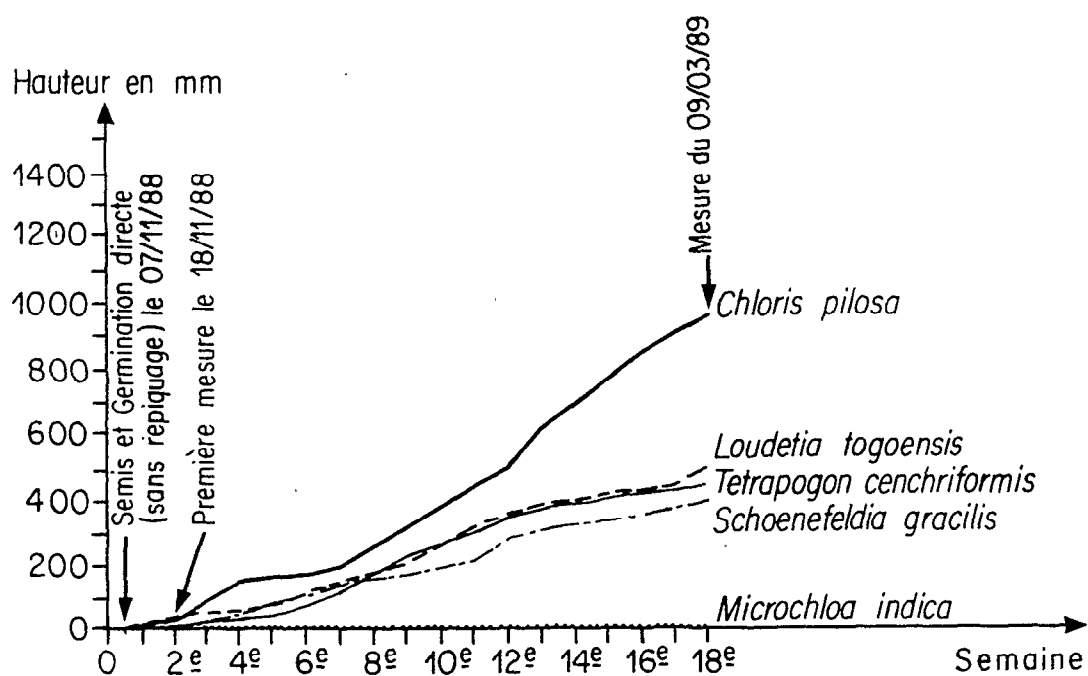
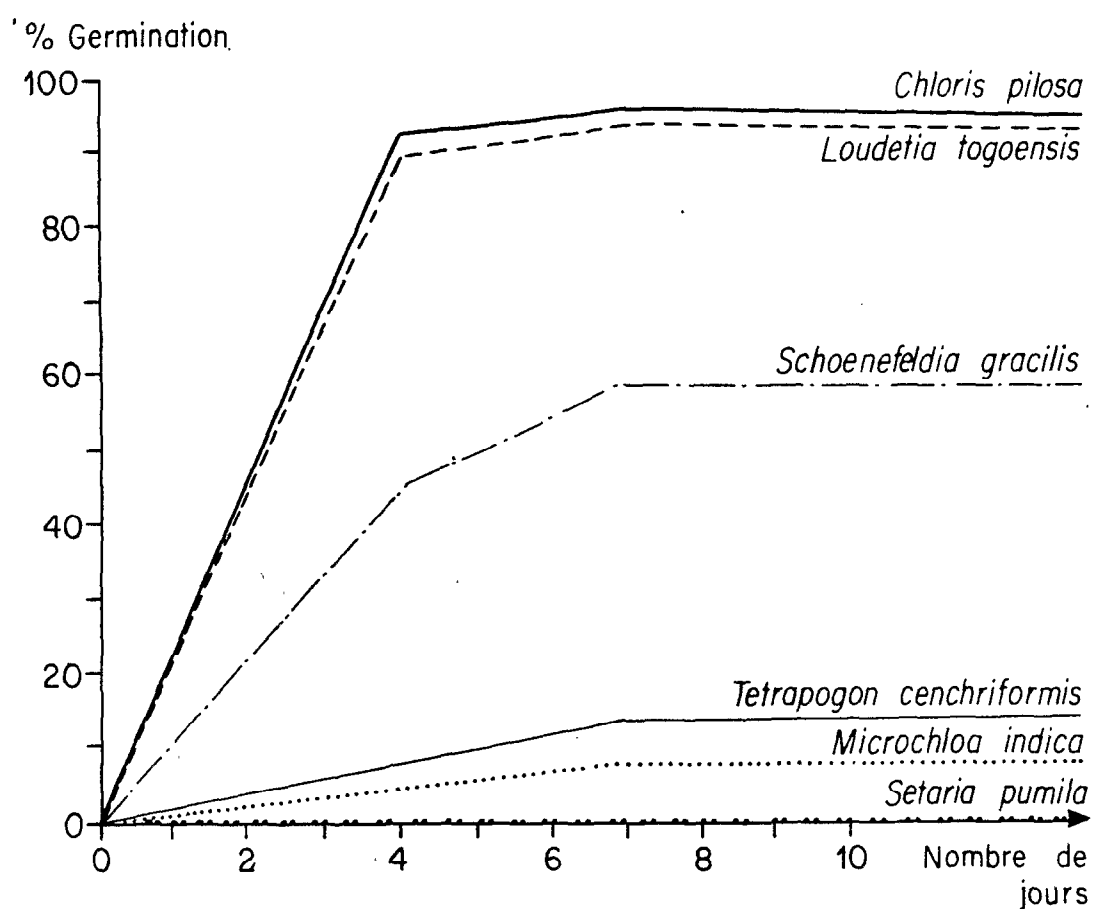


Figure 2.11 - Taux de germination et vitesses de croissance de quelques espèces herbacées annuelles de Mouda

Ces délais sont comparables à ceux décrits par CISSE (1986) sur des placettes de terrain. Autrement dit, une pluie qui ne s'évapore pas avant 2 jours est nécessaire pour faire apparaître des levées. Avec une évaporation théorique d'environ 7 mm/jour au mois de juin (voir tableau 1.1), pour un sol qui absorberait et restituerait en surface toute l'eau tombée, la quantité de pluie correspondante est, théoriquement, de $7 \times 2 = 14$ mm.

Cependant, on a vu qu'en début de saison (mai-juin), la germination et l'établissement des plantules sont soumis à la forte irrégularité des premières pluies. Le fait de s'intéresser à l'apparition de plantules *in situ*, implique que l'on ait dépassé le stade de germination proprement dit; il est donc possible que des vagues de germinations soient initiées et perdues, sans que des levées aient été visibles sur le terrain (MERLIER, 1972; BREMAN et *al.*, 1982; GROUZIS, 1987). De plus, les vagues de levées peuvent disparaître totalement en quelques jours, si la croissance des plantules est interrompue par une période de sécheresse (CISSE, 1986).

Le succès de l'installation des plantules dépend donc de la durée pendant laquelle les pluies humidifient le substrat.

Evidemment, le substrat reste humide d'autant plus longtemps que les pluies ont des hauteurs élevées. Ainsi, en 1986, les premières pluies, bien que plus précoces qu'en 1987 (début mai), ont été insuffisantes pour initier le développement continu du tapis herbacé. Il faut attendre l'accumulation des pluies des semaines qui suivent (jusqu'à fin juin). En 1987 au contraire, l'abondance des premières pluies, bien qu'elles furent plus tardives (fin mai), ont eu une efficacité beaucoup plus rapide; l'intervalle, entre la première pluie et les premières levées qui se maintiennent sur le terrain, fut beaucoup plus court (15 jours).

On voit ici l'importance de la répartition des pluies sur la précocité de l'enherbement. Une répartition régulière de petites pluies mettront plus longtemps qu'une répartition discontinue de grosses pluies pour être efficaces, quant à l'installation des plantules.

Cependant, l'intervalle entre les grosses pluies doit être suffisamment court pour que le sol ne se dessèche pas entre les deux. Ce risque est illustré par la différence de l'effet de l'irrigation, entre les deux années. **Les mêmes suppléments précoces d'eau ont permis la précocité du développement du couvert, uniquement l'année où des pluies (bien que petites), prolongeaient l'humidification du sol en surface** (1986, figures 2.1, 2.4 et 2.7). Par ailleurs, elles ont probablement contribué à accroître l'hygrométrie de l'air au niveau du sol, donc à limiter l'évapotranspiration.

Les mêmes processus gouvernent le développement des plantes en milieu aride, puisque BEATLEY (1974) explique que, dans le désert du Chihuahuan, si la germination des espèces annuelles est possible après une seule grosse pluie de 15 à 25 mm, des pluies supplémentaires sont nécessaires pour qu'elles réalisent leur cycle de vie.

C'est donc, de façon indissociable, non seulement la précocité des pluies, mais également la hauteur des premières pluies et la régularité des pluies qui les suivent, qui déterminent le début de l'enherbement d'une saison.

Les variations du début de la courbe d'évolution du recouvrement global, reflètent étroitement celle des précipitations, d'autant plus que l'année est plus sèche, les pluies irrégulièrement réparties (1987, figures 2.1, 2.4 et 2.7), et la communauté végétale riche en espèces annuelles (GROUZIS, 1987; FOURNIER, 1990).

b) Effets de la pluviosité sur le développement final:

Sur les trois stations, soumises aux conditions naturelles, malgré l'installation plus précoce des plantules en 1987, le recouvrement final était moins élevé qu'en 1986 (figures 2.1, 2.4 et 2.7). Autrement dit, la croissance du tapis herbacé a été moins importante.

Comme en milieu sahélien typique, **la pluviosité qui suit la période d'établissement des plantules** (la pluviosité de juillet, août et septembre) **est le principal déterminant de la croissance des plantes** (STROOSNIJDER et VAN HEEMST, 1982).

Ces trois mois ont effectivement été moins arrosés en 1987 qu'en 1986. Cependant, l'analyse des résultats suggère que la pluviosité au cours de cette période, ne constitue pas le seul facteur déterminant.

En 1987, l'abondance des premières pluies a provoqué un recouvrement du terrain par les plantules, plus important qu'en 1986 (figures 2.1 et 2.4). La faiblesse des disponibilités hydriques qui a suivi (fin juin) a donc entraîné une proportion élevée de pertes en 1987; le partage des ressources entre un grand nombre d'individus, a pu accélérer l'effet du déficit hydrique (d'où une baisse du recouvrement en 1987, figures 2.1 et 2.4).

Au moment des grandes pluies (juillet), l'état des plantes et du couvert étaient donc très différents en 1986 et en 1987. En 1986, la "croissance continue" pouvait démarrer conformément au modèle exposé dans la partie 2.2.1.; en 1987 au contraire, de nouvelles germinations et installations devaient avoir lieu avant que cette deuxième phase puisse démarrer. Cette **influence de la répartition des premières pluies sur le décalage de la période de "grande croissance"** a également été décrit en milieu sahélien (voir STROOSNIJDER et KONE, 1982).

Par ailleurs, CISSE (1986) a montré qu'un grand nombre de germinations dans les premières vagues est le signe d'une réduction du stock de semences susceptibles de germer aux vagues suivantes. Le nombre de plantules qui ont participé à la grande croissance a donc probablement été moins élevé en 1987 (après la disparition de vagues abondantes) qu'en 1986. De plus, leur développement étant limité par les disponibilités hydriques plus faibles, lors des trois mois clé (juillet-aout-septembre), le recouvrement global ne pouvait qu'être plus faible la deuxième année.

Ces résultats, en termes de recouvrement, confirment ceux de HIERNAUX (1984), en termes de production. La production totale d'une saison dépend, dans une mesure certaine, de la biomasse atteinte au cours des phases de germination et d'installation (densité, stade de développement).

La corrélation existant, entre la précocité de l'installation des plantules et la probabilité d'avoir une production importante, est également illustrée par l'effet de l'irrigation en 1986. Au moment où démarrent les pluies régulières et abondantes (juillet), le développement des jeunes plants était effectivement plus avancé sur les quadrats irrigués (recouvrement plus important fin juin). La précocité du début du développement, sous l'influence de l'irrigation, a permis d'atteindre plus tôt le recouvrement saisonnier maximum (dès la fin du mois de juillet sur les trois stations, figures 2.1, 2.4 et 2.7).

La durée limitée de la croissance végétative des communautés d'espèces annuelles confirme leur adaptation à des milieux dans lesquels l'eau n'est disponible que peu de temps (CORNET, 1981; GROUZIS, 1987). Nos résultats confirment, entre autres, ceux de STROOSNIJDER et KONE (1982). Dans la partie sud du Sahel, dans les communautés où les Graminées annuelles dominent, ce n'est presque jamais un manque d'eau qui détermine la fin de la croissance.

La fin de cette phase correspond, pour la plupart des plantes des communautés de Mouda, au début de la phase reproductive. Le surplus de ressources, acquis lors d'années où l'eau est disponible plus longtemps, est investi principalement dans l'accroissement des potentialités d'installation de l'année suivante, par le biais d'une production de graines plus importante.

L'eau qui reste dans le sol, après que les annuelles aient achevé leur cycle végétatif, devrait aussi être utilisée par les rares herbacées pérennes, au cycle normalement plus long, et par les espèces ligneuses.

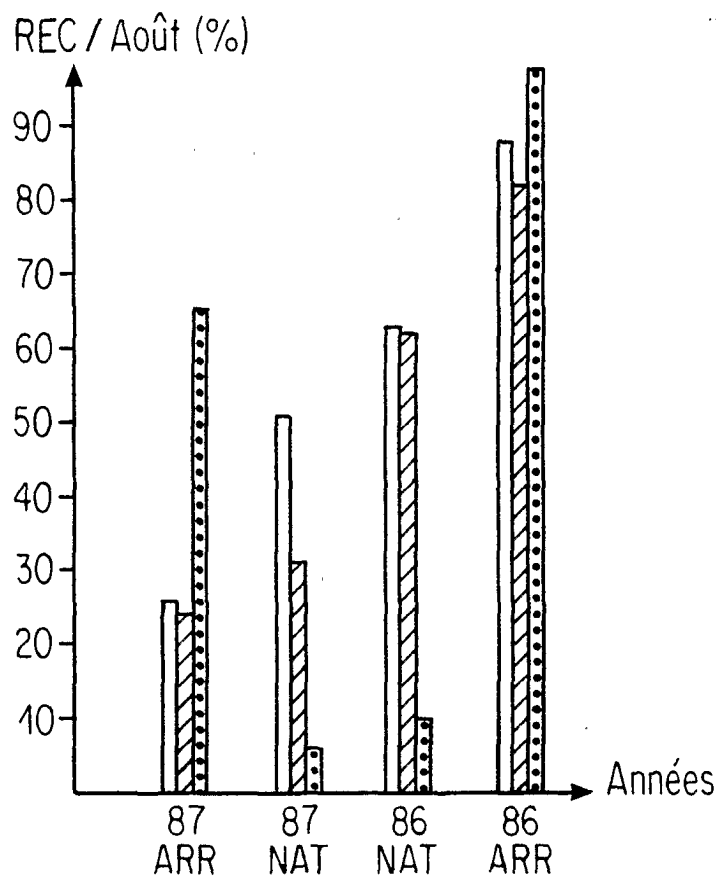
*c) Limites du caractère limitant des précipitations
annuelles sur le développement herbacé:*

Le recouvrement est un paramètre étroitement corrélé avec la biomasse, même s'il n'en constitue pas une mesure exacte. En zones aride et semi-aride, plus les pluies sont importantes et plus la biomasse l'est également (BILLE, 1976; COOK et SIMS, 1975; LE HOUEROU et HOSTE, 1977; CORNET, 1981; CORNET et RAMBAL, 1981; DE RIDDER et *al.*, 1982; PENNING de VRIE, 1983; LE HOUEROU, 1984; ANDERSON, 1986; LE HOUEROU, 1990; ...). Dans le secteur de Mouda, la relation est la même, en termes de recouvrement, mais jusqu'à une certaine limite.

D'une manière assez générale, de plus grandes quantités d'eau précipitées, tout au long d'une saison de croissance, ont permis un développement plus important de la végétation (1986 par rapport à 1987; quadrats irrigués par rapport aux non irrigués en 1986).


Les variations inter-annuelles du recouvrement final sont importantes. On sait que la variabilité de la production herbacée est inversement liée aux hauteurs moyennes des précipitations (LE HOUEROU et *al.*, 1988). LE HOUEROU (non publié) a également montré qu'elle était, en moyenne pour une savane, 1,73 fois supérieure à la variabilité de la pluviosité (savane herbeuse tropicale à *Loudetia togoensis* et *Andropogon pseudapricus* du Burkina-Faso; voir ACHARD, 1988). Pour notre secteur d'étude (coefficient de variation de la pluviosité = 0,14), ceci correspond à un coefficient de variation de la production herbacée de 0,23.


Ce type de relation doit cependant être considéré avec une grande prudence, car il concerne une échelle régionale. Par ailleurs, la figure 2.12 montre la variation inter-annuelle du recouvrement global en fonction des 4 "années pluviométriques" et du type de sol.



NAT : en conditions naturelles
 ARR : en conditions semi-artificielles

86 : année 1986
 87 : année 1987

sol ferrugineux 

vertisol 


sol hardé 

Figure 2.12 - Variations du recouvrement global au mois d'août (REC/Août) dans les trois stations étudiées, en fonction des 4 "années pluviométriques" (en conditions naturelles et semi-artificielles).

Il apparaît que les précipitations n'ont pas eu la même efficacité sur le recouvrement de tous les sols, que ce soit en année sèche (1987) ou en année humide (1986). Les processus en cause sont abordés dans la partie 2.2.3.1.

Enfin, on a mis en évidence l'existence d'une indépendance du recouvrement final du tapis herbacé, vis à vis des précipitations annuelles lorsque celles-ci dépassaient un seuil qu'il reste à déterminer.

En effet, en 1986, sur les quadrats irrigués de tous les sols (figures 2.1, 2.4 et 2.7), la végétation herbacée annuelle n'a pas utilisé une alimentation en eau plus importante pour se développer plus amplement que sur les quadrats laissés en conditions naturelles.

L'influence du type biologique des espèces a été souligné (thérophytes) (voir aussi FLORET et PONTANIER, 1982). Mais d'autres facteurs pourraient être considérés. Par exemple, en milieu sahélien, les taux d'azote et de phosphore du sol deviendraient les principaux facteurs limitants de la production quand l'eau ne l'est plus (PENNING DE VRIES et VAN HEEMST, 1975; DE WIT, 1975; PENNING DE VRIES et VAN KEULEN, 1982; PENNING DE VRIES, 1983).

De la même façon, FOURNIER (1990) a mis en évidence l'indépendance croissante de la production vis à vis de la pluie, le long d'un transect passant de savanes sèches au nord, à des savanes humides au sud. Cela confirme la similarité de l'influence des variations inter-annuelles et des variations inter-régionales de la pluviosité locale sur la productivité (DIARRA et BREMAN, 1975).

2.2.2.3. Effets sur la structure du tapis herbacé

Même si entre 15 et 40 % des espèces sont communes à tous les régimes pluviométriques, plus de la moitié ne le sont pas. Nos résultats sont conformes à ceux de nombreux auteurs ayant travaillé en milieu sahélien (BILLE, 1975; CORNET, 1981; PENNING DE

VRIES et DJITTEYE, 1982; BOUDET, 1984; FROST et *al.*, 1986). La forte variabilité inter-annuelle de la composition floristique de la strate herbacée est liée aux variations inter-annuelles de la pluviosité.

Du fait du renouvellement annuel des plantes s'installant chaque année, ces variations devraient être encore plus importantes que pour des communautés d'espèces pérennes.

Par ailleurs, les résultats montrent qu'une saison des pluies longue, dont les hauteurs cumulées s'accroissent progressivement (comme en 1986), permet une augmentation progressive du nombre d'espèces et un étalement dans le temps de leur installation. Les espèces à installation rapide apparaissent en premier: *Loudetia togoensis*, *Andropogon pseudapricus*, *Setaria pumila*, *Schoenefeldia gracilis*; puis ce sont les espèces à installation plus tardive: *Dactyloctenium aegyptium*, *Indigofera secundiflora*, *Scizachyrium exile*, *Microchloa indica* (figures 2.2 et 2.5).

Les espèces "précoces", surtout si elles sont peu résistantes au stress hydrique, encourrent un plus grand risque de sécheresse après l'installation des plantules. En revanche, cette stratégie constitue un avantage lorsque de bonnes conditions hydriques suivent l'installation.

Au contraire, les plantes dont l'apparition est plus tardive sont soumises à un moindre risque de ce type, les pluies étant de plus en plus régulières et de plus en plus importantes; mais elles encourrent celui d'une occupation du terrain déjà avancée par les espèces plus rapides. L'augmentation progressive des précipitations permet une occupation plus lente du terrain, de sorte que les plus tardives peuvent encore s'installer. Mais ces dernières disposeront de moins de temps pour réaliser leur cycle; leur croissance devrait être moins importante.

Si ce sont des grosses pluies, comme en 1987, qui déclenchent le début du développement continu, les espèces des deux catégories démarrent leur croissance simultanément. Il n'y a pas succession des espèces; l'occupation des niches est maximale dès le début de la saison

(richesse spécifique et nombre d'espèces par quadrat élevés). Dans ce cas, l'installation d'espèces nouvelles n'est possible que par la mort d'individus en place, laissant une portion de territoire vacant.

Le succès de l'installation d'une espèce n'est complet, que si elle se maintient sur le terrain, au cours de la saison. Il peut être réalisé par un développement rapide, donc une plus grande compétitivité, ou par une bonne résistance des plantes face aux périodes de sécheresse, courantes en début de saison. L'importance relative de l'espèce dépend de l'espace qu'elle peut coloniser au moment de son installation, et de la proportion de sa population qui demeure épargnée par un déficit hydrique trop important.

Ainsi, la répartition des pluies détermine la composition et la structure du couvert en fin de saison de croissance, en agissant sur la sensibilité des espèces au stress, variable en fonction de leur stade de développement, et sur la vitesse de leur installation. C'est pourquoi, la plupart des auteurs reconnaissent dans la répartition des pluies, plus que dans les quantités annuelles d'eau précipitée, le principal déterminant de la composition et de la structure finale du tapis herbacé (STROOSNIJDER et VAN HEEMST, 1982; CISSE et BREMAN, 1982; BREMAN et al., 1982; PENNING DE VRIES, 1982; DYE et SPEAR, 1982; HIERNAUX, 1984; CISSE, 1986; FROST et al., 1986; GROUZIS, 1987; WALKER et MENAUT, 1988; FOURNIER, 1990; ...).

Les espèces dominantes et co-dominantes diffèrent d'une station à l'autre, et celles qui sont présentes parmi les co-dominantes sur plusieurs sites, n'y prennent pas la même importance. De plus, la vitesse relative d'installation et/ou de développement peut varier d'un site à l'autre pour une même espèce. Par exemple, *Brachiaria stigmatisata* s'est installée plutôt rapidement les deux années sur sol ferrugineux (figures 2.2 et 2.3) mais était plutôt lente en 1986 sur vertisol en conditions naturelles (figure 2.5). Les conditions propres à un milieu donné, déterminées par les caractéristiques édaphiques, mais aussi par la structure de la communauté présente sous forme de

graines dans le sol, influencent donc la réponse des espèces aux variations climatiques.

2.2.3. EFFETS DU REGIME HYDRIQUE ET DE LA NATURE DU SUBSTRAT

Comme on vient de le voir, la pluviosité constitue un déterminant important de la variation des disponibilités hydriques saisonnières pour les plantes, donc de leur installation et de leur développement.

Cependant, la redistribution des précipitations par la topographie et l'hétérogénéité des caractéristiques physico-hydriques du substrat entraîne une différenciation du bilan hydrique du sol. Celle-ci se traduit, en ce qui concerne la strate herbacée, par des variations spatiales du développement saisonnier, de la composition floristique et de la structure du tapis.

L'action conjointe des variations de la pluviosité et du fonctionnement hydrique des sols, sur le comportement de la strate herbacée, peut être appréhendée à travers la comparaison de la dynamique intra-saisonnière et pluri-annuelles des communautés des trois stations.

2.2.3.1. Effets sur le développement du tapis herbacé

Sous un même "régime pluviométrique", des différences apparaissent entre stations, dans l'évolution saisonnière du recouvrement herbacé; elles peuvent être reliées, principalement, aux différences de fonctionnement hydrique des trois sols (figures 2.1, 2.4 et 2.7).

Par exemple, en conditions naturelles, l'aridité édaphique du sol hardé explique parfaitement le maintien du recouvrement à des valeurs très basses au cours des deux années. Par rapport aux deux

autres sols, l'eau disponible y est très peu abondante durant toute la saison (figure 2.7). Leur stérilité apparente est due à un disfonctionnement hydrique, une faible infiltrabilité et une forte évaporation.

Le mode d'irrigation pratiqué a augmenté la perméabilité du sol en supprimant l'obstacle que constitue la pellicule de battance à l'infiltration de l'eau. Il en a résulté une augmentation de l'efficacité de l'irrigation, puis des pluies qui ont suivi (peut-être dans une moindre mesure), dans la recharge en eau du sol. Dans la mesure où l'eau s'infiltré, la bonne capacité de rétention et l'importance de la réserve hydrique du sol (voir partie 1.1.3.) permettent un développement herbacé comparable à celui des autres stations (figure 2.7).

La "stérilité" de ces sols n'est donc irréversible. L'application de techniques visant à limiter le ruissellement des pluies et à améliorer l'infiltrabilité du sol, devrait permettre de réhabiliter ces milieux. La reconstitution d'un couvert végétal relativement important devrait pouvoir s'effectuer sans de trop lourdes interventions. En effet, la surface irriguée en 1986 ne l'a pas été en 1987. Pourtant, un développement comparable à celui de 1986, et à celui de la surface irriguée en 1987, a été constaté la deuxième année. Des études plus précises devraient permettre de définir les meilleures modalités d'intervention. Elles sont actuellement en cours (IRA, 1990).

Comparons le vertisol et le sol ferrugineux en conditions naturelles (figures 2.1 et 2.4). On constate qu'en année à pluviosité abondante (1986), le développement saisonnier de la végétation est comparable sur les deux sols, et même un peu plus rapide et un peu plus élevé sur vertisol. En année sèche, en revanche, il est beaucoup plus tardif, et moins élevé en août, sur le vertisol (tableaux 2.1 et 2.2).

En termes de recouvrement, ces résultats illustrent le paradoxe apparent, souligné par FROST et *al.* (1986) en termes de production: quand les pluies sont peu importantes, la production sur les sols

argileux peut être aussi faible, ou même inférieure, à celle du sol sableux, en dépit d'une fertilité chimique plus élevée. De plus, ils convergent avec ceux de FOURNIER (1990), lorsqu'elle compare les productions herbacées des savanes sur sol sableux et argileux en climat très sec. Enfin, ils confirment les résultats de DYE et SPEAR (1982), qui constatent une variation inter-annuelle de la production, plus grande sur sols à forte teneur en argile que sur sols sableux. Les figures 2.1 et 2.4 le confirment; elles montrent une diminution de la pente des courbes d'évolution du recouvrement, entre 1986 et 1987, et pour les deux traitements (irrigué et non irrigué), plus importante sur vertisol.

Ces variations s'expliquent par le fait qu'il faut plus d'eau dans le vertisol (argileux) que dans le sol ferrugineux (sableux), pour que celle-ci atteigne le seuil de disponibilité pour les plantes ($pF_{4,2}$) (voir partie 1.1.3.). **Sous des précipitations peu abondantes et très espacées** (peu de reports d'eau d'une pluie à l'autre), **le vertisol accuse donc une aridité édaphique plus marquée que le sol ferrugineux**; elle se traduit par la lenteur du développement de la végétation, à cause d'une succession de périodes sèches dans les 20 premiers centimètres de sol (figure 2.4). **La précocité des disponibilités hydriques dans le sol ferrugineux après une pluie, grâce à sa perméabilité plus élevée et, surtout, à une humidité équivalente du sol très basse au point de flétrissement permanent (- 16 bars) constitue alors un avantage pour les plantes.** Selon FROST et *al.* (1986), le risque d'aridité, en année sèche sur sols argileux, serait renforcé par une consommation hydrique plus rapide (une plus grande efficacité d'utilisation de l'eau) par les plantes, grâce à la fertilité plus élevée de ce sol.

En revanche, sous pluviosité abondante, la végétation du sol ferrugineux, à texture grossière est désavantagée par rapport à celle du vertisol, à cause d'une capacité de rétention et d'une réserve utile peu importantes. Il y a beaucoup moins de reports hydriques entre deux pluies, dans le sol ferrugineux que dans le vertisol; beaucoup d'eau est perdue par ruissellement, évaporation et drainage latéral (le sol ferrugineux est en haut de toposéquence). Cependant, le désavantage devrait être moindre pour les plantes qui, arrivées au

stade adulte, ont des racines pouvant atteindre la couche argileuse en profondeur (voir 1.1.3.2.).

L'avantage de la végétation des sols à texture fine en année favorable (pluies régulières et abondantes), est aussi illustrée par l'effet de l'irrigation en 1986. En effet, au cours de la première année, le développement du tapis herbacé des quadrats irrigués a démarré plus tôt sur le vertisol et le sol hardé (4ème semaine d'avril) que sur le sol ferrugineux (1ère semaine de juin), avec plus d'un mois d'écart.

Moins d'une semaine après l'irrigation, les 10 premiers centimètres du sol ferrugineux sont secs et le restent durant presque trois semaines (figure 2.1). **Malgré une infiltration plus lente, la capacité de rétention d'eau plus élevée des deux autres sols (vertisol et hardé) permet de prolonger les disponibilités hydriques en surface pendant plusieurs semaines, d'où une survie meilleure des plantules après un gros apport "pluviométrique"** (figures 2.4 et 2.7). Ceci démontre l'importance de la nature du substrat sur la durée d'humidification du sol en début de saison (lorsque les pluies sont encore irrégulières), par conséquent sur le début du développement continu du tapis herbacé (STROOSNIJDER et KONE, 1982). CISSE (1986) obtient des résultats similaires en comparant les taux de survie des premières plantules de la saison entre un sol sableux, un sol argileux et un sol limoneux.

La perméabilité du sol, sa capacité de rétention et sa réserve utile sont responsables de l'intensité, la durée du stress hydrique et le moment auquel il intervient, en fonction des conditions climatiques. Son état de surface, sa texture, sa profondeur et sa position topographique modifient la répartition saisonnière des précipitations, entre les communautés de substrats distincts. **Ces variations spatiales déterminent les différences, sous un même climat, de la durée et des périodes de la saison pendant lesquelles l'eau est disponible, donc la croissance possible pour les plantes. Elles expliquent les variations du recouvrement, à une date donnée, entre des stations peu éloignées les unes des autres.**

2.2.3.2. Effets sur la structure du tapis herbacé

On a vu précédemment (partie 2.2.2.3.) que la répartition des pluies influençait la structure du tapis herbacé en fin de saison de croissance, en agissant sur les structures d'installation (germination et survie des plantules) des espèces d'une communauté. Cependant, ce déterminisme intervient sur une végétation potentielle, issue de cycles précédents, dont l'histoire diffère d'une station à l'autre.

L'analyse des variations inter-annuelles de la structure des trois communautés en fin de saison de croissance, permet de mettre en évidence l'influence du type de sol sur la différenciation des associations d'espèces, ainsi que sur les réponses de ces associations aux variations pluviométriques.

Elle fait apparaître la complexité des processus en jeu. En effet, le substrat intervient, non seulement par ses caractéristiques physico-hydriques (réserve utile, régime hydrique, compacité...), mais également par sa fertilité (matière organique, capacité d'échange cationique, pH, teneur en N, P, K, ...). A ses facteurs intrinsèques se superposent les conditions d'utilisation de la ressource, laquelle est souvent liée à la répartition plus ou moins homogène des caractéristiques pédologiques (épaisseur, porosité, microtopographie).

L'ensemble de ces paramètres détermine une structure et une dynamique de la communauté herbacée, propres à chaque station.

a) La végétation herbacée sur le sol hardé

L'aridité du milieu se traduit par une adaptation morphologique, physiologique et dynamique de la communauté en place.

En conditions naturelles, toutes les plantes sont marquées d'un nanisme important, propre à ce type de station. C'est un caractère d'adaptation à la sécheresse de beaucoup d'espèces sahéliennes (BILLE, 1975).

La végétation est dominée, en conditions naturelles, par des espèces dont l'aptitude à résister à la contrainte hydrique est reconnue (voir BREMAN et CISSE, 1977). Il s'agit, en particulier, de *Schoenefeldia gracilis* et de *Microchloa indica* (figure 2.13 et tableau 2.5).

La présence d'espèces sahéliennes traduit, mais dans une moindre mesure, le déficit en eau du sol, avec *Schoenefeldia gracilis*, *Aristida adscensionis* (figure 2.13 et tableau 2.7).

Globalement, sur le sol hardé, la strate herbacée se caractérise donc par une stratégie "S" (résistance au stress) de GRIME (1974 et 1982).

Cependant, bien qu'elle soit peu prononcée, l'hétérogénéité spatiale de la station - l'existence de petites dépressions - autorise la présence de quelques espèces, qui sont moins bien adaptées à l'aridité globale de la station. Ces "îlots" (GODRON et *al.*, 1981) plus favorables, servent de refuge à des espèces soudaniennes comme *Loudetia togoensis* ou *Sporobolus festivus* (figure 2.13 et tableau 2.7). Malgré tout, la plupart des espèces sont présentes très temporairement, et en très faible nombre d'individus; leur établissement est fortement soumis aux aléas climatiques et au remodelage permanent de l'état de surface du sol par le vent et le ruissellement. Aussi la végétation montre-t-elle une forte variabilité de sa composition floristique, avec 15 % seulement d'espèces permanentes, les plus constantes étant *Schoenefeldia gracilis* et *Schizachyrium exile* (tableau 2.6).

La réponse de la communauté à une augmentation exceptionnelle des disponibilités hydriques (induite par l'irrigation), révèle une différenciation des aptitudes spécifiques à acquérir cette ressource à des taux variables.

	HARDE	VERTISOL	FERRUGINEUX	FAMIL.
<i>Tripogon minimus</i> (P)	x			GRAM. (P)
<i>Aristida adscensionis</i>	x		x	GRAM.
<i>Andropogon gayanus</i>		x		GRAM.
<i>Chrysanthellum americanum</i>		x		COMP.
<i>Hachelochloa granularis</i>		x		GRAM.
<i>Kohautia grandiflora</i>	x	x		GRAM.
<i>Aristida hordeacea</i>	x	x	x	GRAM.
<i>Brachiaria stigmatistata</i>	x	x	xx	GRAM.
<i>Drimyopsis barteri</i> (P)	x	x	x	LILIA. (P)
<i>Indigofera stenophila</i>	x	x	x	PAPIL.
<i>Loudetia togoensis</i>	x	xxx	x	GRAM.
<i>Microchloa indica</i>	xx	x	x	GRAM.
<i>Pennisetum pedicellatum</i>	x	x	x	GRAM.
<i>Schizachyrium exile</i>	x	xx	x	GRAM.
<i>Schoenefeldia gracilis</i>	xxx	x	x	GRAM.
<i>Setaria pumila</i>	x	x	xxx	GRAM.
<i>Sporobolus festivus</i> (P)	x	xx	x	GRAM. (P)
<i>Tetrapogon cenchroides</i>	x	x	x	GRAM.
<i>Andropogon pseudapricus</i>		xx	x	GRAM.
<i>Alysicarpus rugosus</i>		x	x	PAPIL.
<i>Cassia mimosoides</i>		xx	x	CABSA.
<i>Chloris pilosa</i>		x	xx	GRAM.
<i>Dactyloctenium aegyptium</i>		x	xx	GRAM.
<i>Digitaria leucardii</i>		x	x	GRAM.
<i>Eragrostis ciliaris</i>		x	x	GRAM.
<i>Eragrostis turgida</i>		x	x	GRAM.
<i>Euphorbia convolvuloides</i>		x	x	RUPHO.
<i>Fimbristylis hispidula</i>		x	x	CYPER.
<i>Indigofera secundiflora</i>		x	x	PAPIL.
<i>Panicum laetum</i>		x	x	GRAM.
<i>Spermacoce ruelliae</i>		xy	x	RUBIA.
<i>Urochloa trichopus</i>		x	x	GRAM.
<i>Aneilema lanceolatum</i>			x	COMME.
<i>Brachiaria lata</i>			x	GRAM.
<i>Cassia obtusifolia</i>			x	CABSA.
<i>Chorchorus tridens</i>			x	TILIA.
<i>Crotalaria barkae</i>			x	PAPIL.
<i>Crotalaria microcarpa</i>			x	PAPIL.
<i>Ipomea eriocarpa</i>			x	CONVO.
<i>Sida cordifolia</i>			x	MALVA.
<i>Spermacoce stachydea</i>			x	RUBIA.
<i>Sporobolus microprotus</i>			x	GRAM.
<i>Striga hermonthica</i>			x	SCBOP.
<i>Stylochiton hypogaeus</i> (P)			x	ARAC. (P)
<i>Zornia glochidiata</i>			xx	PAPIL.
eau disponible				
Mi-août	3 à 5	30 à 35	12 à 15	
Tranche 0-20 cm	■	■	■	

(P) plantes perennes
 X peu abondantes
 XX assez abondantes
 XXX très abondantes

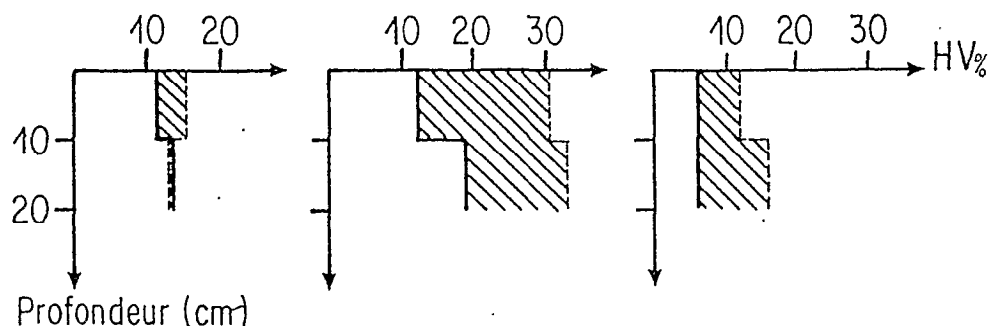


Figure 2.13 - Espèces herbacées recensées mi-août au cours des 4 "années pluviométriques", sur chacune des trois stations. Relation avec la quantité moyenne d'eau disponible dans le sol mi-août.

Tableau 2.7 : Préférences bio-climatiques de quelques espèces.
la classification est basée sur la fréquence avec laquelle sont citées certaines espèces dans les groupements des domaines sahélier et soudanien de la répartition phytogéographique du Cameroun (LETOUZEY, 1985).

Espèces citées plus fréquemment dans le domaine SOUDANIEN	Espèces citées en proportions semblables dans les groupements des DEUX DOMAINES	Espèces citées plus fréquemment dans le domaine SAHÉLIEN
<i>Andropogon gayanus</i> <i>Andropogon pseudapricus</i> <i>Aneilema lanceolatum</i> <i>Cassia mimosoides</i> <i>Chrisantellum americanum</i> <i>Fimbristylis hispidula</i> <i>Loudetia togoensis</i> <i>Spermacoce stachydea</i> <i>Sporobolus festinus</i>	<i>Aristida hordeacea</i> <i>Brachiaria stigmatistata</i> <i>Eragrostis ciliaris</i> <i>Microchloa indica</i> <i>Pennisetum pedicellatum</i> <i>Schizachyrium exile</i> <i>Spermacoce filifolia</i> <i>Sporobolus microprotus</i> <i>Tetrapogon cenchrifolius</i> <i>Tripogon minimus</i>	<i>Aristida adscensionis</i> <i>Brachiaria lata</i> <i>Dactyloctenium aegyptium</i> <i>Cassia obtusifolia</i> <i>Chloris pilosa</i> <i>Panicum laetum</i> <i>Schoenefeldia gracilis</i> <i>Setaria pumila</i> <i>Zornia glochidiata</i>

En effet, au cours des deux années, malgré un plus grand nombre d'espèces au mois d'août (tableau 2.5), l'irrigation a limité considérablement la proportion d'installation (tableaux 2.6), en favorisant la dominance d'une seule: *Schoenefeldia gracilis* (tableau 2.5).

Le phénomène traduit l'asymétrie de la concurrence interspécifique pour l'eau. Deux processus rétro-actifs, positifs pour l'espèce dominante, naissent de sa plus grande compétitivité par rapport aux autres espèces de la communauté. Tout d'abord, **en exploitant plus rapidement les ressources hydriques disponibles, elle les réduit en quantité pour les autres espèces** ("exploitation competition", KEDDY, 1989). Simultanément en se développant, elle accroît ses capacités à extraire l'eau, tout en limitant l'accès des autres espèces aux ressources disponibles, par le biais d'une colonisation importante du territoire ("interference competition", KEDDY, 1989); ainsi, plus il y a d'eau, plus sa dominance est accentuée, et plus elle mobilise de ressources **et interfère sur l'accessibilité à l'eau des compétiteurs potentiels**.

Le résultat final est l'élimination d'un certain nombre d'espèces de la communauté. C'est un processus caractéristique d'exclusion compétitive (WALKER et PEETT, 1983; KEDDY, 1989).

Plaçons-nous maintenant du point de vue d'une espèce éliminée par *Schoenefeldia gracilis* en conditions hydriques exceptionnellement abondantes, bien qu'elle soit co-dominante en conditions normales. Il s'agit de *Microchloa indica*. Qu'est-ce qui, entre autres, limite sa compétitivité ?

D'abord, ses capacités et vitesse de germination sont moindres, relativement à *Schoenefeldia gracilis* (figure 2.11). De plus, morphologiquement, c'est une espèce qui reste de petite taille, même en conditions les plus favorables. Les premières caractéristiques déterminent la lenteur avec laquelle l'espèce va exploiter la ressource hydrique et coloniser le territoire. Les deuxièmes, morphologiques,

renforcent les premiers handicaps, en réduisant son accessibilité à la lumière. C'est, en effet, une espèce de milieux ouvert (BREMAN et CISSE, 1977), comme beaucoup d'espèces sahéliennes. La conjonction de l'ensemble de ces caractères, contribue à son élimination de la communauté, lorsque l'eau n'est plus limitante.

Ceci démontre que, **même en milieu semi-aride, les variations importantes des disponibilités hydriques font de la tolérance à l'ombre, une stratégie viable** (SMITH et HUSTON, 1989).

Par ailleurs, les résultats vérifient l'hypothèse de l'influence des variations du rapport de ressources ("Ressource-ratio hypothesis"), énoncée par TILMAN (1982 et 1985), sur la dynamique d'une communauté. Pour *Microchloa indica*, il existe effectivement une corrélation négative entre la disponibilité en eau et la disponibilité de la lumière, qui détermine ses possibilités de maintien dans la communauté. Une plante morphologiquement plastique pourra mieux ajuster, en fonction de l'abondance de la ressource hydrique, l'efficacité avec laquelle elle l'acquiert (TILMAN, 1982 et 1987). **Cette plasticité contribue à une meilleure performance dans un milieu où les disponibilités en eau changent constamment.**

Une situation de forte contrainte hydrique en conditions naturelles induit une "coexistence d'équilibre" ("Equilibrium coexistence", VAN DER MAAREL, 1988); **les espèces coexistent essentiellement grâce à une différenciation fonctionnelle d'exploitation de la ressource.** Les conditions naturelles de disponibilités en eau ne varient pas aussi brusquement que les changements provoqués par l'irrigation (constance des conditions et relative "stabilité" du milieu). Cependant, la communauté en place reflète une certaine instabilité, dans la mesure où elle s'écarte assez facilement de son point d'équilibre. Cette forme d'instabilité se traduit par un "équilibre faiblement métastable" (GODRON et FORMAN, 1983). Si les contraintes hydriques deviennent excessives, la communauté se dégrade et devient encore plus stable; à l'extrême limite, elle peut disparaître. Cette disparition n'est pas seulement théorique puisque, en remontant vers le lac Tchad, des surfaces de ce type de plus en

plus vastes sont observables. Cependant, un "accident favorable" (comme l'irrigation), entraînant une augmentation brusque des disponibilités en eau, peut relancer la dynamique progressive du système: après le franchissement d'un seuil, la communauté arrive à un nouvel équilibre dynamique, de plus grande "métastabilité", illustré par le développement d'un recouvrement comparable en 1987 et en 1986, de la surface irriguée seulement en 1986 (voir partie 2.2.3.1.).

La double aptitude de *Schoenefeldia gracilis*, à résister au stress hydrique, et à mobiliser les ressources en eau lorsqu'elles deviennent abondantes, place cette espèce dans une position charnière: elle fait partie à la fois des espèces résiduelles de la succession régressive, engendrée par la dégradation du vertisol, et des espèces pionnières de la succession progressive secondaire, susceptible de s'initier sur hardé; elle constitue la plus grosse part du potentiel de régénération de ce milieu.

b) La végétation herbacée sur vertisol

Cette station présente des disponibilités hydriques peu limitantes en conditions pluviométriques "normales" (30 à 35 mm d'eau disponible au mois d'août, figure 2.13). Cependant, on a vu qu'une perméabilité moyenne du sol ($K_e = 75$ à 80 %, tableau 1.9), associée à une capacité de rétention élevée, en font un milieu pouvant être aride en année défavorable (comme 1987, partie 2.2.3.1.).

Malgré des années déficitaires en eau, la composition et la structure de la communauté conservent l'héritage acquis lors de nombreuses années où l'eau est abondante (tableau 2.4 et figure 2.13).

En effet, on y trouve *Sporobolus festivus*, assez bien représentée, qui est une espèce liée à des sols peu perméables et à des bas-fonds inondables (BOUDET et DUVERGER, 1961; NAEGELE, 1977). *Andropogon gayanus* apparaît exclusivement sur cette station; elle affectionne les sols profonds à bilan hydrique positif élevé pendant

l'hivernage (BOUDET et DUVERGER, *op. cit.*). La présence plus fréquente d'espèces hygrophiles, telles que *Panicum laetum*, *Fimbristylis hispidula*, *Spermacoce filifolia*, traduit les engorgements localisés qui caractérisent la station. Ceux-ci entraînent une contrainte inverse du stress - l'excès d'eau prolongé -, auquel toutes les espèces ne résistent pas, et qui pourrait contribuer à limiter leur nombre.

Par ailleurs, la végétation est encore plus marquée par la présence d'espèces soudaniennes que ne l'est la végétation du hardé par la présence d'espèces sahéliennes: *Loudetia togoensis* (dominante), *Andropogon pseudapricus* (co-dominante), *Sporobolus festivus*, *Cassia mimosoides*, *Andropogon gayanus*, *Spermacoce filifolia*, ... (tableau 2.7 et figure 2.13).

L'homogénéité du milieu fait que les espèces les mieux adaptées aux conditions moyennes, devraient être très abondantes et laisser peu d'espace aux autres (forte contribution relative des espèces dominantes). Or l'importance relative de *Loudetia togoensis* sur vertisol est moins grande que celle de *Schoenefeldia gracilis* sur hardé (tableaux 2.2 et 2.5). En fait, la **variabilité inter-annuelle des disponibilités hydriques du vertisol** (figures 2.4, 2.5 et 2.6) favorise le **maintien d'espèces moins fréquentes, en limitant le risque d'élimination auquel les soumettent les espèces dominantes, par la compétition** (voir GODRON et *al.*, 1981).

Le même mécanisme se manifeste à l'échelle intra-saisonnière par l'accroissement de la proportion d'espèces en place au mois d'août (par rapport au total recensé au cours de la saison), avec l'irrégularité de la répartition de l'eau disponible (1986 non irrigué-1986 irrigué-1987 non irrigué-1987 irrigué; tableau 2.4). L'alternance de périodes favorables et défavorables au cours de la saison, accroît le succès d'un plus grand nombre d'espèces subordonnées.

Deux forces s'opposent donc dans le déterminisme de la structure du couvert herbacé sur vertisol: d'un côté l'homogénéité du sol favorise la dominance d'une espèce (*Loudetia togoensis*); de l'autre

côté, l'irrégularité saisonnière du régime hydrique, en relation avec l'irrégularité des pluies, permet le maintien de sa diversité spécifique.

Le résultat de cette dualité (nombre limité de niches potentielles et alternance d'un type de niche puis d'un autre) est une richesse et une composition floristiques relativement stables, malgré une grande variation des recouvrements relatifs spécifiques: il y a entre 12 et 14 espèces, quel que soit le régime pluviométrique, et entre 7 et 8 espèces par quadrat; 40 % des espèces sont communes à tous les régimes (tableau 2.2).

La figure 2.11 montre que *Loudetia togoensis* a une vitesse et un taux de germination plus élevés, une vitesse de croissance un peu plus grande, que les espèces dominantes sur hardé: *Schoenefeldia gracilis* et *Microchloa indica*. En revanche, elle est moins résistante au stress hydrique puisque, d'une part elle est peu abondante sur hardé (figure 2.13), d'autre part un déficit hydrique important sur vertisol tend à diminuer son importance relative, au profit d'espèces comme *Schoenefeldia gracilis* (tableau 2.2, comparaison année 1986 et 1987).

Ces résultats confirment la relation inverse existant, le plus souvent, entre l'aptitude d'une espèce à tolérer le stress et son aptitude à la compétition (HOULE et PHILLIPS, 1989; KEDDY, 1989).

Dans un milieu où les ressources hydriques sont, le plus souvent, peu limitantes, la sélection favorise le caractère compétitif ("competitive strategy", GRIME, 1974 et 1982). Cependant, cette relation devrait être valable jusqu'à un certain point. Des quantités d'eau abondantes pendant une longue durée peuvent devenir asphyxiantes dans le vertisol pour la végétation d'une savane à tendance sèche. La contrainte hydrique est alors due à un excès d'eau. La relation inverse, entre la résistance à la contrainte et la compétitivité d'une plante, n'est cependant pas remise en cause.

La dynamique observée traduit un "équilibre hautement métastable" (GODRON et FORMAN, 1983), ou une "coexistence de

non équilibre" des espèces ("non-equilibrium coexistence", VAN DER MAAREL, 1988; PICKETT, 1980); le maintien d'une différenciation des stratégies coexistantes se fait grâce aux fluctuations périodiques du milieu. Celles-ci n'affectent pas la diversité spécifique, à cause de la durée limitée des conditions hydriques saisonnières qui empêche l'exclusion compétitive d'aboutir.

c) La végétation herbacée sur sol ferrugineux

Le sol ferrugineux présente des disponibilités hydriques moyennes - au moins dans la partie supérieure où se développent les annuelles - intermédiaires entre les deux autres sols (figure 2.13).

Pourtant la végétation de cette station se caractérise par sa richesse spécifique élevée, regroupant la majorité des espèces des deux autres stations, en plus d'une forte proportion de Légumineuses (figure 2.13).

Elle est constituée d'un mélange d'espèces sahéliennes (*Setaria pumila*, *Schoenefeldia gracilis*, *Aristida adscensionis*, *Cassia obtusifolia*, *Zornia glochidiata*...) et d'espèces soudaniennes (*Andropogon pseudapricus*, *Sporobolus festivus*, *Aneilema lanceolatum*, *Loudetia togoensis*, *Spermacoce stachydea*...) (tableau 2.7 et figure 2.13).

En milieu aride et semi-aride, beaucoup d'études quantitatives ont montré de fortes variations spatiales de la richesse floristique, qui n'ont pas pu être corrélées avec les disponibilités en eau du milieu (FROST et al., 1986).

En fait, l'analyse de la variation inter-annuelle de la structure de la communauté (tableau 2.1) montre un remplacement important des taxons qui dominent, mais une faible variation de l'importance relative de ce rang, malgré des quantités saisonnières d'eau disponibles fort différentes d'une année à l'autre (figures 2.1, 2.2 et 2.3). **L'effet de la concurrence des espèces les mieux adaptées aux**

conditions moyennes de la station, au cours d'une année donnée, est donc limité par d'autres facteurs que les disponibilités hydriques.

Deux aspects caractérisent le sol ferrugineux, en dehors de son régime hydrique: sa faible fertilité chimique en surface (tableau 1.7, partie 1.1.3.2.) et la présence discontinue de la cuirasse qui réduit de façon très hétérogène la profondeur du sol. D'autre part, cette hétérogénéité du milieu est renforcée par une mosaïque de jachères de petites surfaces, plus ou moins récentes, ainsi que par la présence de nombreux ligneux (recouvrement de 30 à 50 %).

La faible disponibilité des nutriments en surface doit limiter la croissance et la reproduction des plantes, donc la vitesse à laquelle les populations atteignent l'équilibre compétitif (FROST et *al.*, 1986), même en conditions hydriques très favorables (1986 irrigué). Cela amène un plus grand nombre de compétiteurs potentiels pour l'eau à coexister, et limite la dominance de quelques uns. Autrement dit, lorsque l'eau n'est plus limitante, ce sont les nutriments qui le deviennent; cette compétition pour les nutriments, tout en réduisant le succès des espèces les plus performantes dans l'acquisition de la ressource hydrique, favorise simultanément les espèces aptes à extraire et à stocker les nutriments, d'où une contribution importante des Légumineuses sur la station (*Alysicarpus rugosus*, *Cassia* ssp., *Crotalaria* ssp., *Indigofera* ssp., *Zornia glochidiata*,...). C'est pourquoi une dominance marquée indique aussi une fertilité chimique élevée (VAN DER MAAREL, 1988).

Par ailleurs, l'hétérogénéité du substrat amplifie encore l'effet conjugué des variations climatiques et de la pauvreté chimique du sol, sur la détermination d'une diversité spécifique élevée (GODRON et *al.*, 1981; FROST et *al.*, 1986). Elle permet la différenciation d'un grand nombre de micro-sites, par le taux d'humidité, le taux de nutriments, la profondeur d'occupation des racines. Ce sont autant de niches potentielles d'exploitation des ressources et de refuges pour les espèces les moins bien adaptées aux conditions saisonnières moyennes de la station au cours d'une année.

- La diversité des micro-sites permet toujours aux espèces défavorisées, une année sur l'un d'eux, de pouvoir s'installer sur un autre. La communauté comprend donc une proportion d'espèces permanentes relativement élevée (35 %, tableau 2.1), l'étendue spatiale des niches favorisées une année est limitée, et la variation inter-annuelle du rapport de ressource eau/nutriments est élevée, d'où le renouvellement rapide des niches dominantes.

HOULE et PHILLIPS (1989) ont montré, dans des communautés d'affleurement de granite, que le renouvellement saisonnier des espèces dominantes est moins important sur des sols profonds que sur des sols peu épais. Cette relation reflète celle existant, le plus souvent, entre la faible profondeur d'un sol et son hétérogénéité.

L'interaction entre l'aptitude à la compétition et les variations spatiales du taux de nutriments dans le sol pourrait être le principal facteur responsable de la constitution d'une mosaïque spatiale, dans laquelle la hiérarchie compétitive change constamment (RICE, 1989). En ce qui concerne le sol ferrugineux de Mouda, **l'hétérogénéité spatiale détermine de fortes variations spatiales du taux de nutriments et des ressources en eau; ces variations se combinent avec la variabilité temporelle des disponibilités hydriques saisonnières pour modifier, chaque année, la hiérarchie des espèces.**

L'amplitude des variations des disponibilités en eau étant moins importantes que dans le vertisol (voir partie 2.2.3.1.), le nombre **d'espèces réussissant à s'installer au cours d'une saison, dépend plus des disponibilités hydriques annuelles que de la répartition intra-saisonnière des pluies.** Une année sèche comme 1987 accentue l'hétérogénéité du substrat et détermine ainsi un plus grand nombre de niches, donc le succès d'installation d'un plus grand nombre d'espèces (80 à 87 %), qu'une année humide comme 1986 (61 à 65 %, tableau 2.1).

Pour saisir les relations qui lient la répartition des ressources disponibles et la végétation d'un milieu à une échelle de perception donnée, nous avons montré la nécessité de s'intéresser à plusieurs

échelles spatiales (O'NEILL et *al.*, 1986 et 1988; GLEEN-LEWIN et VER HOEF, 1988; KEDDY et SHIPLEY, 1989; WINKEL, 1989). Déjà GODRON, en 1970, attirait l'attention sur cet aspect, en proposant de mesurer l'hétérogénéité de la végétation grâce aux calculs d'information.

La répartition en "tâches" des ressources du sol ferrugineux devrait limiter la compétition inter-spécifique aux espèces aptes à les extraire à un niveau de disponibilité identique, donc à celles qui sont présentes sur un même micro-site. **D'un micro-site à l'autre, les espèces "évitent" la compétition et coexistent grâce à une différenciation spatiale des ressources disponibles** ("non-coexistence equilibrium", VAN DER MAAREL, 1988). Mais cet équilibre statique, saisonnier, ne doit pas masquer l'instabilité de ce peuplement pionnier post-cultural marqué par l'abondance d'espèces rudérales (*Setaria pumila*, *Chloris pilosa*, *Zornia glochidiata*, *Dactyloctenium aegyptium*, ... (MERLIER et MONTAIGU, 1982).

2.2.4. EFFETS STOCK DE GRAINES

Les semences constituent des structures de reproduction pour toutes les plantes. Mais elles sont le seul mécanisme par lequel les annuelles peuvent survivre à la saison sèche imposée par un climat semi-aride.

L'une des conséquences est que la composition finale du tapis herbacé, pour lequel les annuelles constituent la principale forme de vie, dépend étroitement du stock de graines viables dans le sol (WENT, 1949 et 1979; WENT et *al.*, 1952; BREMAN et *al.*, 1982; CISSE, 1986; GROUZIS, 1987). Les graines sont "considérées comme l'élément stable d'une strate herbacée éminemment variable et fluctuante au gré des conditions climatiques de l'année: leur ensemble a une valeur potentielle qui englobe toutes les possibilités de développement au cours de la saison de croissance et peut être, en cela, comparé à la biomasse ligneuse ou aux parties pérennes des hémicryptophytes, par exemple" (BILLE, 1973).

Les résultats de l'estimation du stock de graines viables dans le sol (tableau 2.8) sont analysés ici pour éclairer un certain nombre de points concernant les variations inter-sites et inter-annuelles (analysées précédemment) de la structure floristique du tapis herbacé. L'abondance relative des espèces présentes sous forme de graines, les unes par rapport aux autres, est plus importante que les quantités spécifiques trouvées.

On constate que pour le vertisol et le sol hardé, les graines les plus abondantes sont celles des deux espèces dominantes de chaque station (*Schoenefeldia gracilis* sur hardé et *Loudetia togoensis* sur vertisol). On comprend alors pourquoi, lorsque les disponibilités hydriques augmentent, ces deux espèces sont favorisées sur leurs stations respectives. Leurs taux de germination étant relativement importants (figure 2.11), la colonisation du territoire est d'autant plus rapide.

En particulier, la quantité impressionnante de graines de *L. togoensis* dans le vertisol (3382 graines/m²) renforce considérablement les avantages compétitifs dont cette espèce bénéficie déjà, par la rapidité de sa germination et de sa croissance (figure 2.11). Cependant, ces derniers avantages ne pallient pas entièrement le risque d'une sécheresse prolongée après qu'une forte proportion de graines ait germé. Cela explique l'opportunité laissée à la germination des graines et à la survie des plantules de *Schoenefeldia gracilis* sur les quadrats irrigués en 1987. *S. gracilis* est, après *L. togoensis*, l'espèce la plus importante sous forme de graines viables dans le vertisol (tableau 2.8.a). Une grande quantité de semences viables, une germination plus lente, une vitesse de croissance moins élevée, associées à une meilleure résistance physiologique à la sécheresse, lui garantissent le succès lorsque des aptitudes à la compétition plus élevées sont inhibées par l'insuffisance des disponibilités hydriques. *Loudetia togoensis* était néanmoins encore dominante au mois d'août, entre autres grâce à son stock de graines très important.

Tableau 2.8 : Répartition spécifique des graines viables dans le sol (Nbre graines/m²)

a) dans le vertisol

Espèces/profondeur		0-5	5-10	10-15
1	<i>Loudetia togoensis</i>	3.382	31	22
2	<i>Schoenefeldia gracilis</i>	604		
3	<i>Schizachyrium exile</i>	18		
4	<i>Andropogon pseudapricus</i>	9		
5	<i>Pinbristylis hispidula</i>	4		
6	<i>Digitaria leucardii</i>	4		
7	<i>Cyperus esculentus</i>	4		
8	<i>Setaria pumila</i>	9		
9	<i>Tetrapogon cenchroides</i>	4		
TOTAL		4.038	31	22

b) dans le sol hardé

Strate		Sol nu			Végétation		
Espèces/profondeur (cm)		0-5	5-10	10-15	0-5	5-10	10-15
1	<i>Schoenefeldia gracilis</i>	173	36		858	4	
2	<i>Loudetia togoensis</i>	4	4		36		
3	<i>Schizachyrium exile</i>	4			40		
4	<i>Andropogon pseudapricus</i>				80		
5	<i>Pinbristylis hispidula</i>				4		
6	<i>Brachiaria stigmatizata</i>	9					
7	<i>Setaria pumila</i>				13		
		190	40	0	1.031	4	0

Tableau 2.8 (suite)

c) dans le sol ferrugineux

Strates		Sol nu			Végétation			Sous arbustes		
Espèces/profondeur (cm)		0-5	5-10	10-15	0-5	5-10	10-15	0-5	5-10	10-15
1	<i>Dactyloctenium aegyptium</i>	413	102	0	302	58		324	289	
2	<i>Cyperus esculentus</i>	27			267	4		280	44	
3	<i>Schoenefeldia gracilis</i>	71	13		13	9	11	107	31	
4	<i>Setaria pumila</i>	49	9		93	22		13	9	11
5	<i>Tetrapogon caenchiformis</i>	53	4		71	4	11	44		
6	<i>Digitaria leucardii</i>	4			227	27		44		
7	<i>Schizachyrium exile</i>	71			36			40		
8	<i>Andropogon pseudapricus</i>	13			13			4		
9	<i>Fimbristylis hispidula</i>	22			178	9		36		11
10	<i>Spermacoce ruelliae</i>				18		11	22	9	
11	<i>Urochloa trichopus</i>				4	4		9	4	
12	<i>Eragrostis aspera</i>				4					
13	<i>Eragrostis turgida</i>				4					
14	<i>Spermacoce stachydea</i>							4		
15	<i>Ipomea eriocarpa</i>							9	4	
16	<i>Sporobolus microprotus</i>				9					
17	<i>Spermacoce filifolia</i>				22					
18	<i>Leersia hexandra</i>				18					
19	<i>Crotalaria barbae</i>					4		9		
20	<i>Polycarpha linearifolia</i>							4		
21	<i>Microchloa indica</i>	22			4			13	22	
22	<i>Brachiaria stigmatistata</i>		4		9			4	4	
23	<i>Sporobolus festivus</i>					4				
24	<i>Indigofera stenophila</i>							9	4	
TOTAUX		745	132	0	1.292	145	33	975	420	22

L'analyse du stock de graines viables, dans le sol ferrugineux, révèle l'importance relativement faible de *Setaria pumila* par rapport aux espèces dominantes des autres stations. En revanche, le sol renferme une grosse quantité de graines de *Dactyloctenium aegyptium*, ce qui explique en partie pourquoi cette espèce peut supplanter *Setaria pumila* sur cette station.

Il n'y a pourtant pas de relation systématique entre l'abondance des espèces trouvées à l'état de graines dans le sol et celle des espèces recensées dans le couvert herbacé. Un exemple remarquable est l'importance des graines de *Cyperus esculentus* dans les échantillons de sol ferrugineux (tableau 2.8.c), espèce qui n'a jamais été recensée sur le terrain au cours des deux années d'étude. L'absence de *Microchloa indica* dans le stock de graines du sol hardé (tableau 2.8.b) apparaît également comme paradoxale.

De nombreuses causes peuvent être évoquées. La première est la durée trop courte de l'expérimentation pour permettre à toutes les graines viables de germer. Elle n'a duré que deux ans (1986 et 1987) et une proportion non négligeable de germinations sont apparues la deuxième année (environ 1/3 du nombre total). La durée de vie des semences peut être élevée dans ces milieux secs, et dépasser deux ans. Par exemple, GROUZIS (1987) a trouvé des durées de vie de 3 à 4 ans pour *Schoenefeldia gracilis* et *Zornia glochidiata*. De plus, BEATLEY (1974) a trouvé qu'aux limites de leur distribution, la viabilité des graines de certaines espèces était corrélée positivement avec les pluies lors d'une année sèche et négativement lors d'une année humide. L'abondance de l'eau apportée pourrait avoir réduit la viabilité des graines de quelques taxons. Les conditions expérimentales ne sont donc pas les meilleures pour la germination de toutes les espèces présentes à l'état de graines. Il y a toujours plus de graines présentes que de graines germées, sous n'importe quelles conditions naturelles ou artificielles (WENT, 1949). L'existence de mécanismes physiologiques d'inhibition, de dormance ou de maturation - GROUZIS (1987) a mis en évidence l'accroissement du pouvoir germinatif de quelques espèces sahéennes avec le vieillissement -, constituent une adaptation à la variabilité des

paramètres climatiques de la région. Cette adaptation se traduit par l'hétérogénéité des aptitudes à germer d'espèces différentes, mais aussi d'un lot de graines d'une même espèce.

BILLE (1975) avance que la mise en place de la végétation annuelle se fait à partir de 10 % seulement des semences présentes dans le sol. PENNING DE VRIES et DJITTEYE (1982) ont montré que 5 à 25 % des semences contribuaient à la reconstitution du couvert. Tous les auteurs s'accordent à admettre que la quantité de diaspores présentes dans le sol n'est jamais un facteur limitant pour la reconstitution de la végétation (WENT, 1949 et 1979; BILLE, 1973; PENNING DE VRIES et DJITTEYE, 1982, GROUZIS, 1987...). Cependant, l'hypothèse d'une diminution significative du stock de graines viables par des vagues de germinations successives n'est pas à remettre en cause automatiquement. Les potentialités d'un même lot de graines (partie viable du stock), correspondant à des conditions données, peuvent bien être diminuées par des vagues de levées rapprochées.

D'un autre côté, lorsque les conditions changent radicalement, ce n'est plus la même partie du stock qui est susceptible de germer.

Ainsi, la production d'une grande quantité de semences hétérogènes permet aux espèces annuelles de faire face aux aléas climatiques (illustré par *Loudetia togoensis* sur vertisol), mais également de compenser les pertes dues à la prédation (BILLE, 1973), au feu (même si certaines peuvent être, au contraire, favorisées; voir WENT et *al.*, 1952; GILLON, 1983), au déplacement des graines par le vent, le ruissellement ou les animaux, ainsi qu'aux levées prématurées non suivies de succès pour les plantules.

La redistribution par les pluies, le vent, les animaux ou plusieurs facteurs conjointement, des diaspores produites une année a été mise en évidence par BILLE (1973). Cet auteur a trouvé que, dans la région de Fété Olé (au Sénégal), seulement un tiers des graines au sol sont le reliquat des années antérieures. Les autres n'ont pas été produites sur place. Les échanges sont d'autant plus intenses que les

graines sont moins denses et peuvent donc être facilement transportées. Ceci explique, parmi les autres causes, que les diaspores présentes en un point déterminé du terrain puissent présenter un spectre différent de celui de la strate herbacée au même point; la communauté, constituée par les annuelles adultes, est déterminée par les possibilités de germination et d'installation, à partir d'un stock de semences pouvant être très différent au niveau de sa structure floristique.

Les tableaux 2.8. a,b et c montrent que très peu de graines viables subsistent, au-delà de 10 cm de profondeur, dans tous les types de sol. Dans le hardé et le vertisol, la majorité est concentrée dans les cinq premiers centimètres. La grande compacité des deux sols limite la pénétration des graines; en revanche, dans le sol ferrugineux, une proportion non négligeable de semences viables se trouvent entre 5 et 10 cm. GROUZIS, (1987) a montré l'importance de l'hétérogénéité de la position des semences dans le sol: les premières plantules qui apparaissent correspondraient, généralement, à des semences enfouies, tandis que celles qui s'accumulent en surface germeraient plus tardivement.

Ce caractère peut s'expliquer, d'après l'auteur, par le fait que les diaspores enfouies subissent moins de variations de l'humidité; de plus, elles pourraient correspondre à des semences de cycles précédents, plus aptes à germer (maturation plus longue).

L'importance du stock de graines d'espèces à stratégie "r" (McARTHUR, 1968) ou "stratégie d'énergie élevée" (SHMIDA et BURGESS, 1988) constitue un facteur déterminant de leur succès dans la colonisation rapide de milieux 1) soumis à une exploitation intense et très hétérogène dans le temps et dans l'espace, 2) dans lesquels le stress hydrique est réduit (pluies relativement abondantes) mais sur une courte période, 3) dans lesquels la compétition avec des herbacées pérennes est presque inexistante (élimination par l'exploitation).

- Cependant, le recensement de ce stock ne suffit pas à expliquer totalement la composition et la structure du couvert herbacé. Nos résultats confirment qu'il **représente essentiellement un ensemble de potentialités dont l'expression dépend des conditions de l'environnement, principalement au moment de la germination et de l'installation des plantes.** C'est aussi le résultat des dynamiques antérieures 1) des communautés adultes, 2) des graines qu'elles ont produites (redistribution).

2.3. CONCLUSION

L'eau constitue le principal déterminant du fonctionnement saisonnier de la végétation herbacée du bassin-versant de Mouda.

Tout d'abord, les précipitations, par leur hauteur et leur répartition en début de saison, déterminent le début de l'enherbement, et influencent le développement et la composition floristique, en fin de saison de croissance (partie 2.2.2.2.). Elles créent une succession de contraintes et d'opportunités, qui réduisent à l'échec, ou favorisent le succès, d'aptitudes spécifiques à "résister" ou à "conquérir" (GODRON, 1984).

A partir du moment où les pluies deviennent régulières (juillet), les périodes de sécheresse dues à la pluviosité sont extrêmement rares, la pluviosité n'est plus limitante. La plupart des plantules, en place à cette période, devraient arriver à maturité. C'est pourquoi la sélection intervient essentiellement aux stades de germination et d'installation des plantes.

Cependant, les variations des disponibilités en eau pour les plantes, induites par les régimes pluviométriques, sont elles-mêmes accentuées, ou atténuées, par les caractéristiques physico-hydriques des sols. Ainsi, le vertisol accentue les contrastes saisonniers, par une aridité plus marquée en année sèche, et de plus grandes quantités d'eau disponibles sur une plus longue période en année humide. Le sol hardé renforce la sécheresse climatique saisonnière. D'une certaine manière, il diminue les amplitudes des variations pluviométriques, mais en limitant considérablement la part disponible pour les plantes. Finalement, le sol ferrugineux constitue le substrat qui reflète le plus directement les variations de la pluviosité.

A long terme, les sélections saisonnières successives ont déterminé des communautés, dont la structure et la dynamique sont propres à chaque station. Leurs potentialités respectives sont constituées par un stock spécifique de graines dans le sol, sur lequel les facteurs hydriques "immédiats" s'exercent.

Ainsi, les régimes hydriques des sols apparaissent également comme des facteurs "ultimes", responsables d'une certaine différenciation des communautés soudaniennes et sahéliennes sous un climat soudano-sahélien. Le gradient hydrique pédo-climatique vertisol-hardé constitue un exemple de cette différenciation.

La richesse floristique diminue avec l'aridité édaphique, mais celle-ci n'entraîne pas une modification radicale de la composition floristique. Les espèces, communes aux deux sols, prennent une place relative différente le long du gradient. La comparaison de la végétation des deux stations (vertisol et hardé) montre que cette distribution différentielle est déterminée, en grande partie, par la relation inverse existant entre deux aptitudes spécifiques: l'aptitude à la compétition et l'aptitude à tolérer de faibles disponibilités hydriques. Le résultat est une hiérarchisation des dominances. Les espèces les plus compétitives (comme *Loudetia togoensis*) dominent l'extrémité la plus favorable du gradient (le vertisol), tandis que la dominance des espèces résistantes (comme *Schoenefeldia gracilis* et *Microchloa indica*) est décalée vers les taux de plus en plus bas de disponibilités hydriques (vertisol en année sèche, hardé en année favorable, hardé en conditions normales).

Cependant, un excès d'eau dans un sol aussi lourd (milieu asphyxiant) que le vertisol, exerce probablement une sélection importante des espèces, même si celle-ci est moins sévère que la sélection exercée par la sécheresse sur hardé (richesse spécifique plus élevée). L'aptitude à "résister" devrait alors inclure l'aptitude à résister au surplus d'eau prolongé, aussi bien que l'aptitude à résister au manque d'eau.

Dans tous les cas, l'ajustement global d'une communauté à son environnement se fait à la fois par un ajustement spécifique (réponses individuelles des espèces) et inter-spécifique (inhibition de l'expression des aptitudes d'une espèce par les autres). L'analyse du mécanisme d'exclusion de

Microchloa indica par *Schoenefeldia gracilis* sur hardé, lorsque les disponibilités hydriques deviennent abondantes, est significative à cet égard. Ainsi, les **réponses individuelles spécifiques constituent une cause importante de la variation de la composition floristique** (GLEEN-LEWIN, 1980; PICKETT, 1982; GIBSON et HULBERT, 1987). **L'abondance relative des taxons, la structure de la communauté, qui dépendent étroitement des aptitudes de chaque espèce relativement aux autres, reflètent plus précisément la différenciation de l'habitat et les gradients de niches** (MALANSON, 1985).

Certains auteurs soutiennent l'idée de l'existence d'une corrélation négative entre l'aptitude d'une espèce à la compétition et l'amplitude de sa niche écologique (voir KEDDY, 1989). D'après les résultats obtenus, aucune conclusion dans ce sens, ou dans le sens contraire, ne peut être avancée. Une étude en milieu naturel, du fait même de l'inter-action entre les plantes (exclusion compétitive, compression de niche), rend difficile, voire impossible, l'estimation de l'amplitude réelle de la niche d'une espèce.

De plus, les niches écologiques des espèces ne se limitent pas à l'utilisation de la seule ressource hydrique. Elles couvrent toute la gamme des conditions qu'offre, d'un endroit à l'autre, ou d'une saison à l'autre, l'environnement. Ainsi, même si la compétition pour l'eau joue un rôle important dans ces communautés, **les exclusions compétitives, analysées en regard de la ressource hydrique, ne sont pas la seule cause de la contiguité actuelle des espèces** (voir DALE, 1986). D'autres facteurs comme le pH, la fertilité chimique du milieu, etc., modifiés par l'histoire de chaque site (âge de la jachère, type et intensité de l'exploitation, etc.), ont sélectionné les taxons actuels, dont les potentialités s'expriment par l'aptitude à exploiter une gamme variée de ressources multiples. **Cet ensemble de ressources, irrégulièrement réparties, joue également le rôle de facteurs "immédiats" et "ultimes", en modifiant l'accessibilité des espèces à la ressource hydrique.** On a vu que des aptitudes, comme celle d'acquérir des nutriments à des taux plus ou moins importants, pouvaient intervenir pour modifier le jeu compétitif pour la seule ressource hydrique. **Les variations d'humidité semblent produire de plus grands changements dans la composition floristique des sites dystrophiques (ferrugineux; 35 % d'espèces permanentes) que dans les sites eutrophiques (vertisol; 40 % d'espèces permanentes)** (WALKER et MENAUT, 1988).

Les variations, dans le temps et dans l'espace, de la structure des communautés végétales, résultent, en définitive, des mêmes mécanismes d'interactions (SMITH et HUSTON, 1989). Il existe des corrélations spécifiques entre les caractéristiques physiologiques des espèces et les caractéristiques historiques du milieu; elles déterminent la structure potentielle d'une communauté, et résulte de l'effet des contraintes qu'exerce l'environnement sur la capture et l'utilisation des ressources par les plantes. En conséquence, les variations de la hiérarchie communautaire le long d'un gradient de ressources, qu'il soit spatial ou temporel, dépend 1) des conditions dans lesquelles les ressources sont disponibles, 2) des contraintes et opportunités antérieures.

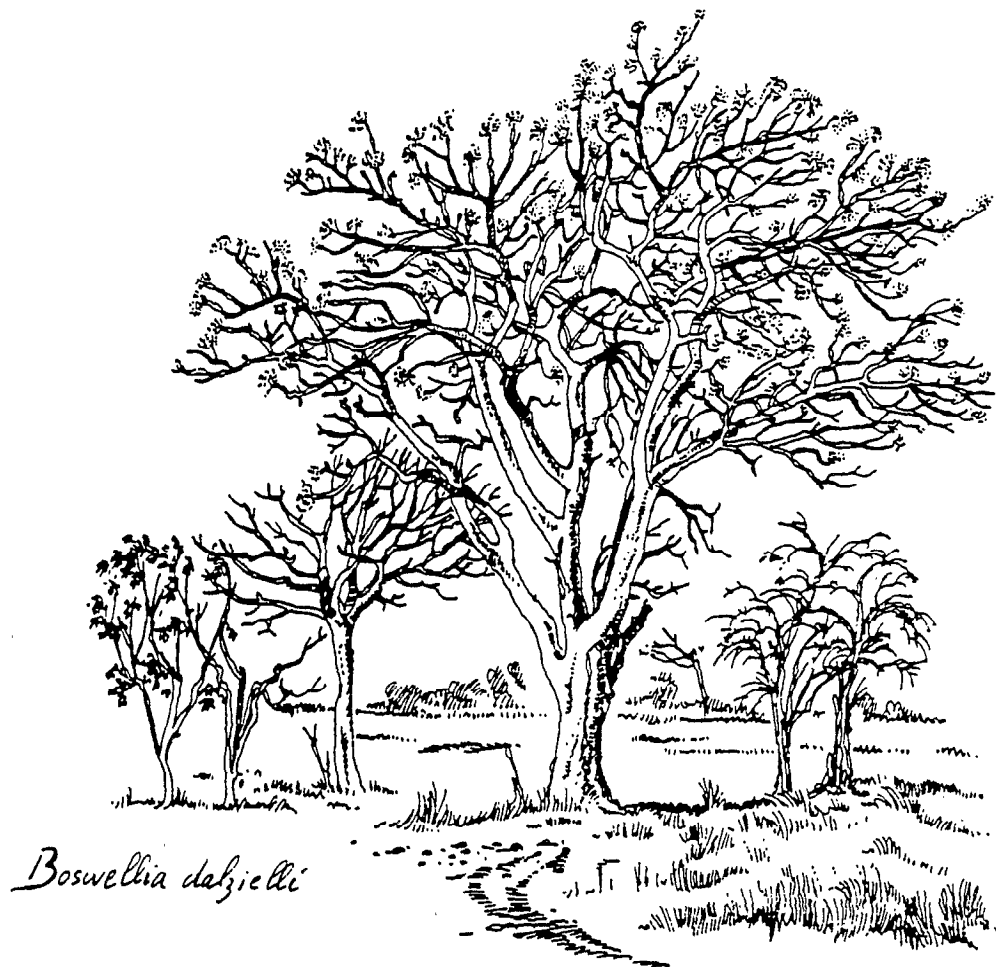
A un niveau d'échelle hiérarchiquement inférieur, on peut admettre que les mêmes règles interviennent, pour déterminer l'association des espèces sur un micro-site donné. L'interaction entre les facteurs biotiques et abiotiques agit de la même façon, à tous les niveaux hiérarchiques d'échelle (GIBSON et HULBERT, 1987). Le résultat est que, au niveau de la station, les communautés ayant un fort gradient spatial de ressources (comme sur le sol ferrugineux) sont structurées très différemment de celles qui occupent un habitat relativement plus homogène (comme le vertisol). On a montré que les mêmes processus d'ajustement en constituent vraisemblablement la cause, seule l'hétérogénéité de l'habitat est responsable des différences observées, à une échelle fixe.

La répartition des espèces sur les trois types de sol (figure 2.13) rappelle les groupes écologiques "en écailles" de GODRON (1967). Les 3 groupements écologiques se recouvrent et s'imbriquent; ils constituent une structure intermédiaire entre l'association (BRAUN-BLANQUET, 1952) et le continuum (CURTIS, 1959), et peuvent être comparés, en cela, aux végétations d'écotones. Cette comparaison renforce l'idée que la structure et le fonctionnement des communautés végétales sont, finalement, déterminés par la différenciation de la répartition des ressources, à travers une large gamme d'échelles spatiales et temporelles.

Dans la savane de Mouda, nous avons montré qu'en ce qui concerne la répartition des ressources hydriques pour les plantes, l'hétérogénéité spatiale se combine avec l'irrégularité temporelle (comprenant la variabilité saisonnière et

la variabilité inter-annuelle), pour produire une diversité, une "complexité", des réponses des systèmes, qui en sont les conséquences (GODRON et *al.*, 1981).





Boswellia dalzielii

CHAPITRE III - PHENOLOGIE DES ESPECES HERBACEES ET LIGNEUSES

Après avoir étudié les mécanismes qui conduisent à l'organisation particulière de la strate herbacée au cours d'une saison donnée, nous cherchons à savoir comment les espèces utilisent la ressource hydrique disponible au cours de l'année. En effet, la phénologie constitue une aide précieuse pour comprendre la coexistence des espèces (FRANKIE et *al.*, 1974). Par ailleurs, la connaissance du comportement phénologique des espèces fourragères est un complément indispensable d'appréciation de leur intérêt pastoral (PIOT et *al.*, 1980; PRINS, 1988).

Les ligneux n'étant jamais absents des systèmes étudiés, nous avons cherché également à vérifier les hypothèses d'antagonisme, ou de complémentarité, de ces deux composants de la savane (WALTER, 1971; MENAUT et CESAR, 1979; MENAUT, 1983; WALKER et NOY-MEIR, 1982; KNOOP et WALKER, 1985; GOLSTEIN et *al.*, 1986; NOY-MEIR et WALKER, 1986). Dans ce but, des profils racinaires d'espèces ligneuses ont été effectués sur chaque station, et la phénologie des principales espèces de cette strate a été suivie (voir chapitre I pour la méthode utilisée).

LE FLOC'H (1969) définit la phénologie comme "l'étude des relations entre la périodicité des phénomènes morphologiques et physiologiques des plantes, et celle des variables écologiquement actives, plus particulièrement des variables climatiques". LIETH (1974) précise cette définition en ajoutant que c'est l'étude 1) du rythme des événements biologiques répétitifs, 2) des causes biotiques et abiotiques de ces rythmes, et 3) des liaisons entre les phases d'espèces différentes ou de mêmes espèces.

"Les caractéristiques des cycles de reproduction peuvent être considérés comme des critères d'adaptation des espèces à leur milieu. Dans un milieu où le facteur limitant est l'eau, s'établit entre les végétaux appartenant à la même strate aérienne et aux mêmes horizons pédologiques, une concurrence inévitable qui oblige chaque espèce à tirer le meilleur parti des ressources du sol" (GRANIER et CABANIS, 1975). C'est pourquoi une attention particulière est portée ici à la période de floraison. En ce qui concerne les herbacées, cela se justifie aussi par les développements effectués au chapitre précédent (chapitre

II), concernant la mise en place du couvert. L'étude des phases de reproduction des espèces herbacées complète l'étude de leur croissance végétative.

L'analyse phénologique devrait permettre de caractériser les relations qui lient la périodicité de la végétation aux rythmes des disponibilités en eau du milieu, et/ou à la variation d'autres facteurs climatiques, comme la température et l'hygrométrie. Pour GROUZIS et SICOT (1980), l'intérêt de déterminer les facteurs discriminants du comportement phénologique des espèces réside dans la possibilité de prévoir les réactions des plantes aux fluctuations de ces facteurs.

Les événements phénologiques devraient également être mis en liaison avec les activités des pollinisateurs, des compétiteurs, des herbivores, des disperseurs et autres facteurs biotiques (FRANKIE *et al.*, 1974; ESTABROOK *et al.*, 1982). Nous aborderons essentiellement les aspects concernant la compétition inter-spécifique, et nous discuterons un peu l'influence de facteurs anthropiques, tels que le pâturage, l'exploitation du bois, le feu.

Actuellement, très peu d'études sur la phénologie des plantes tropicales existent, en particulier en Afrique (MERLIER, 1972; DURANTON, 1978; GROUZIS et SICOT, 1980; PRINS, 1988; FOURNIER, 1990).

Nous proposons, tout d'abord, une classification des espèces en fonction de leur comportement global, déterminé au cours des deux années d'étude (1986 et 1987), en conditions naturelles et expérimentales (irrigation précoce), sur l'ensemble des trois stations (sol ferrugineux, vertisol et hardé). Cette classification est basée essentiellement sur les caractéristiques des périodes de floraison (précocité, durée, variabilité). Huit groupes sont identifiés parmi les espèces herbacées, et neuf parmi les espèces ligneuses.

A partir de cette classification, nous discutons les résultats, en termes de stratégies adaptatives, de partage des disponibilités hydriques entre les espèces, de recouvrement (ou de séparation) des niches, de plasticité phénologique. Nous essayons d'évaluer quelles sont les stratégies les mieux adaptées aux conditions de l'environnement, et quelle est la part du facteur hydrique dans le déterminisme des phases de reproduction (floraison surtout) et de leurs variations. Cette discussion conduit à émettre quelques hypothèses sur

l'existence ou non d'une compétition inter-spécifique, au niveau respectivement de la strate herbacée, de la strate ligneuse et entre les deux strates.

3.1. RESULTATS

Pour chaque station, les rythmes de vie des espèces ligneuses, au cours des deux années (1986 et 1987), sont présentés sous forme de spectres phénologiques (pourcentage d'individus d'une espèce dans une phase donnée). Pour chaque station et chaque traitement (irrigué ou en conditions naturelles), les phases d'activités des populations d'espèces herbacées, au cours des deux années, sont représentées par des phénogrammes. Sont figurés également l'évolution des disponibilités hydriques du sol, la pluviosité, et l'évolution des températures et de l'hygrométrie au cours des deux années (figures 3.1, 3.2 et 3.3).

3.1.1. LES ESPECES HERBACEES

Constituée essentiellement d'espèces annuelles, la strate herbacée se caractérise par une période d'activité photosynthétique, centrée sur la saison des pluies.

Les espèces qui se dessèchent en premier sont, en général, les Graminées. Les Latifoliées (*Crotalaria ssp.*, *Spermacoce ssp.*, *Cassia ssp.*, *Zornia glochidiatia*, *Indigofera ssp.*) restent turgescentes plus longtemps, en moyenne.

La période de floraison de l'ensemble de la strate s'étale sur un peu moins de 4 mois (de fin juillet à début novembre). Il y a un chevauchement important des phases de reproduction. Cependant, un gradient plus net que celui de la phase végétative apparaît pour la floraison (figure 3.4). Les espèces peuvent être regroupées, sur l'ensemble des deux années, des deux traitements chaque année, et des trois types de sol, en fonction de la précocité de cette phase, de sa durée et de l'étalement de son démarrage.

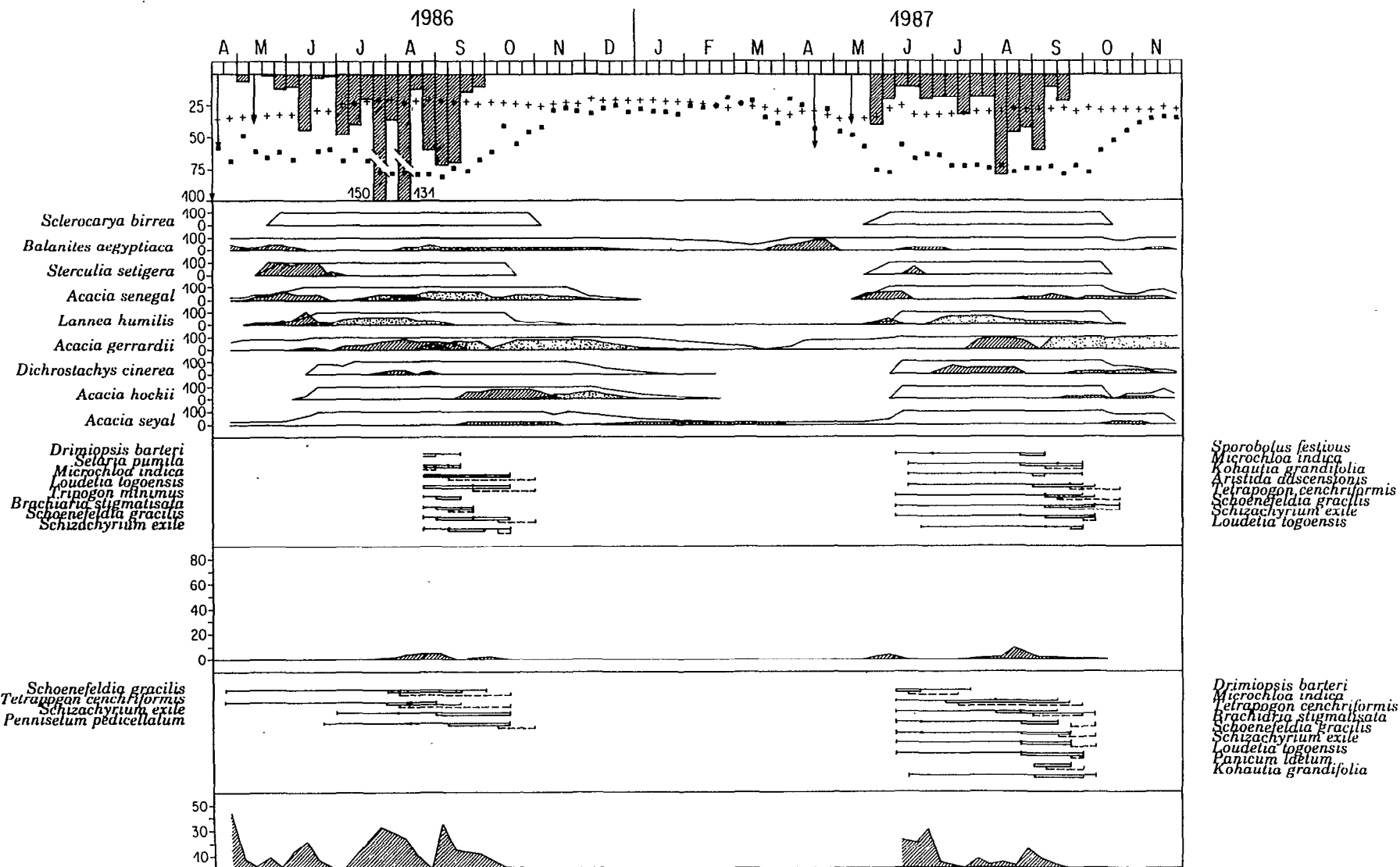


Figure 3.3 - Phénologie des espèces ligneuses et herbacées en relation avec les principaux paramètres climatiques et les disponibilités hydriques du sol au cours de 4 "années pluviométriques" sur hardé (voir légende figure 3.1).

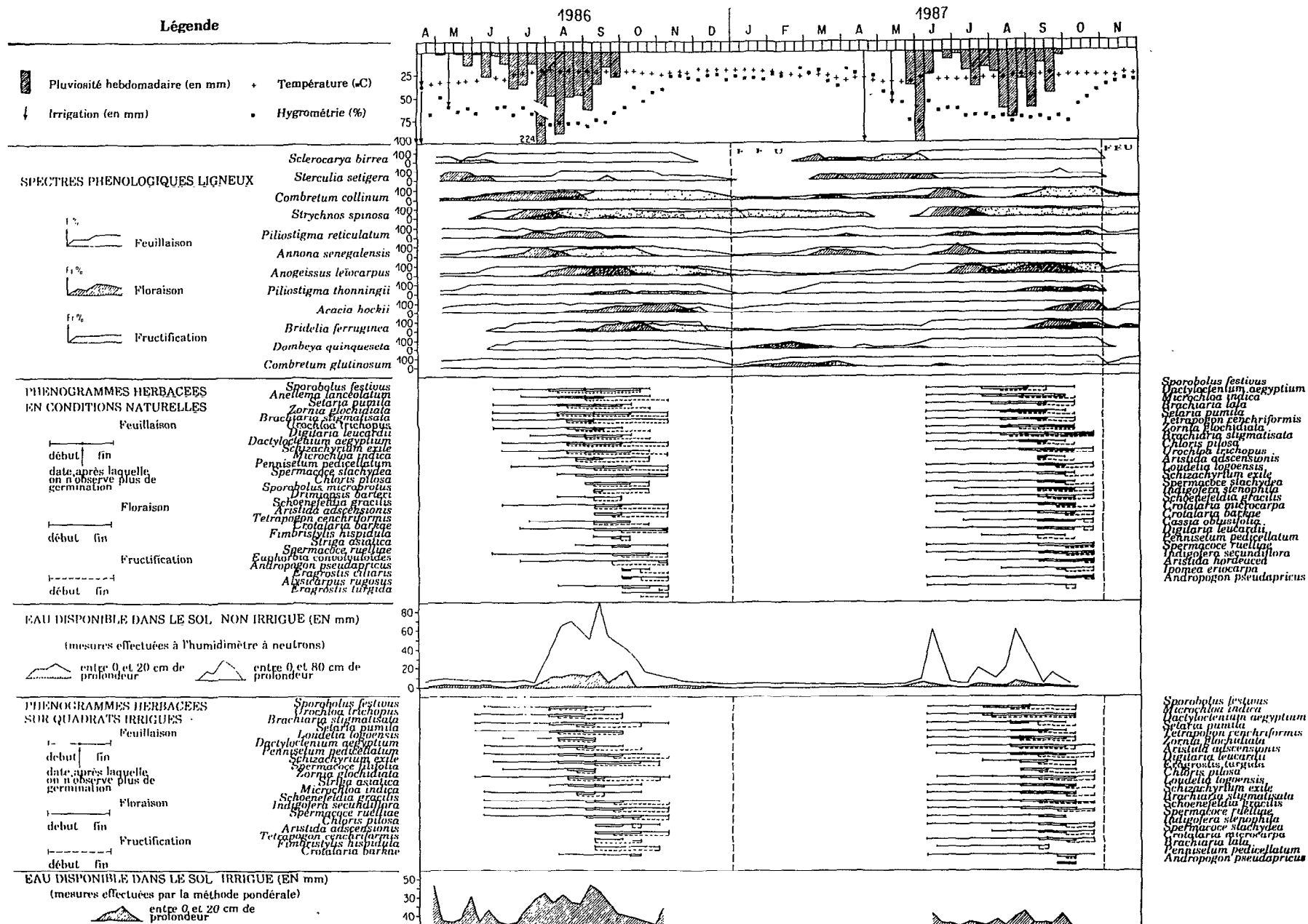


Figure 3.1 - Phénologie des espèces ligneuses et herbacées en relation avec les principaux paramètres climatiques et les disponibilités hydriques du sol au cours de 4 "années pluviométriques" sur sol ferrugineux

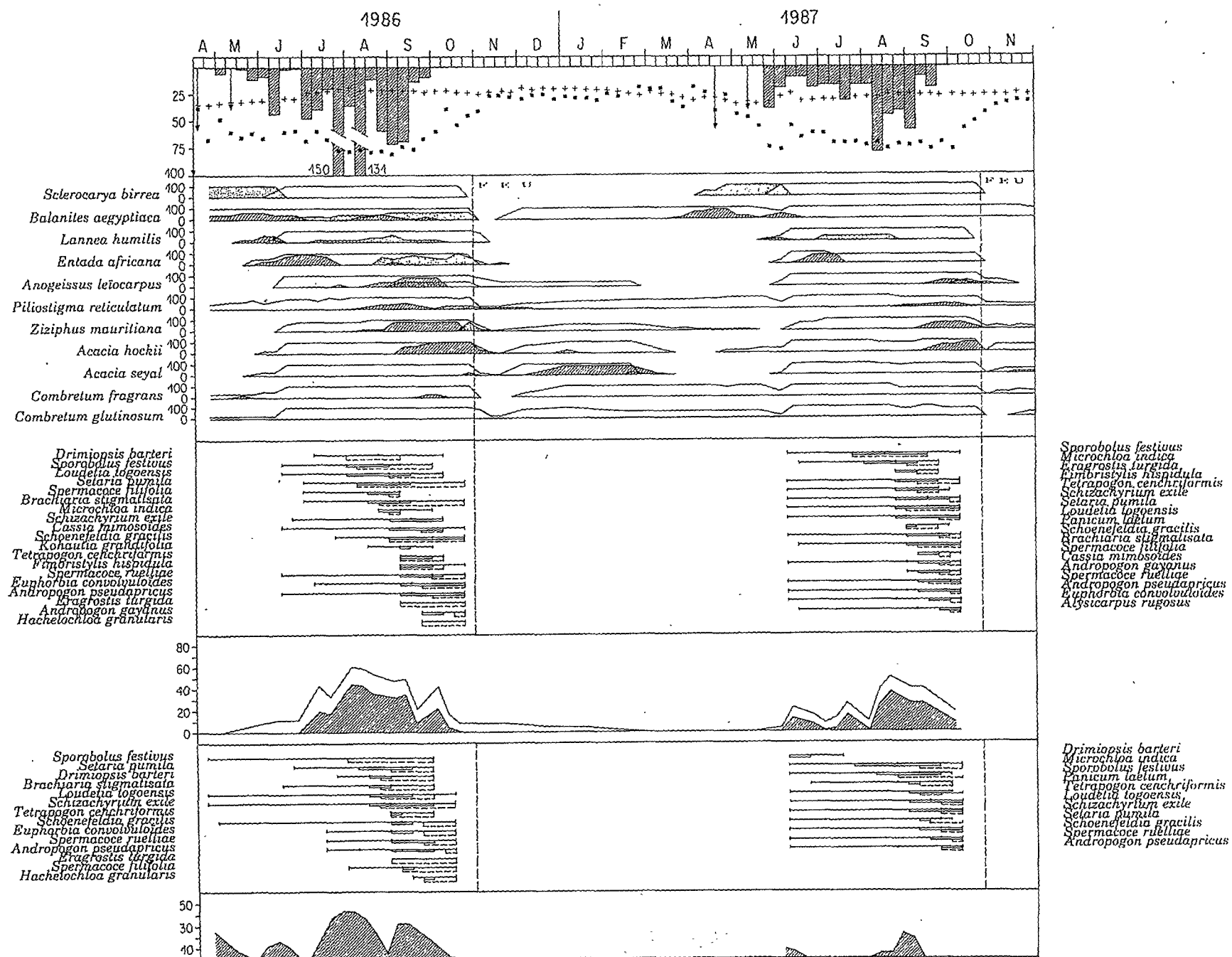
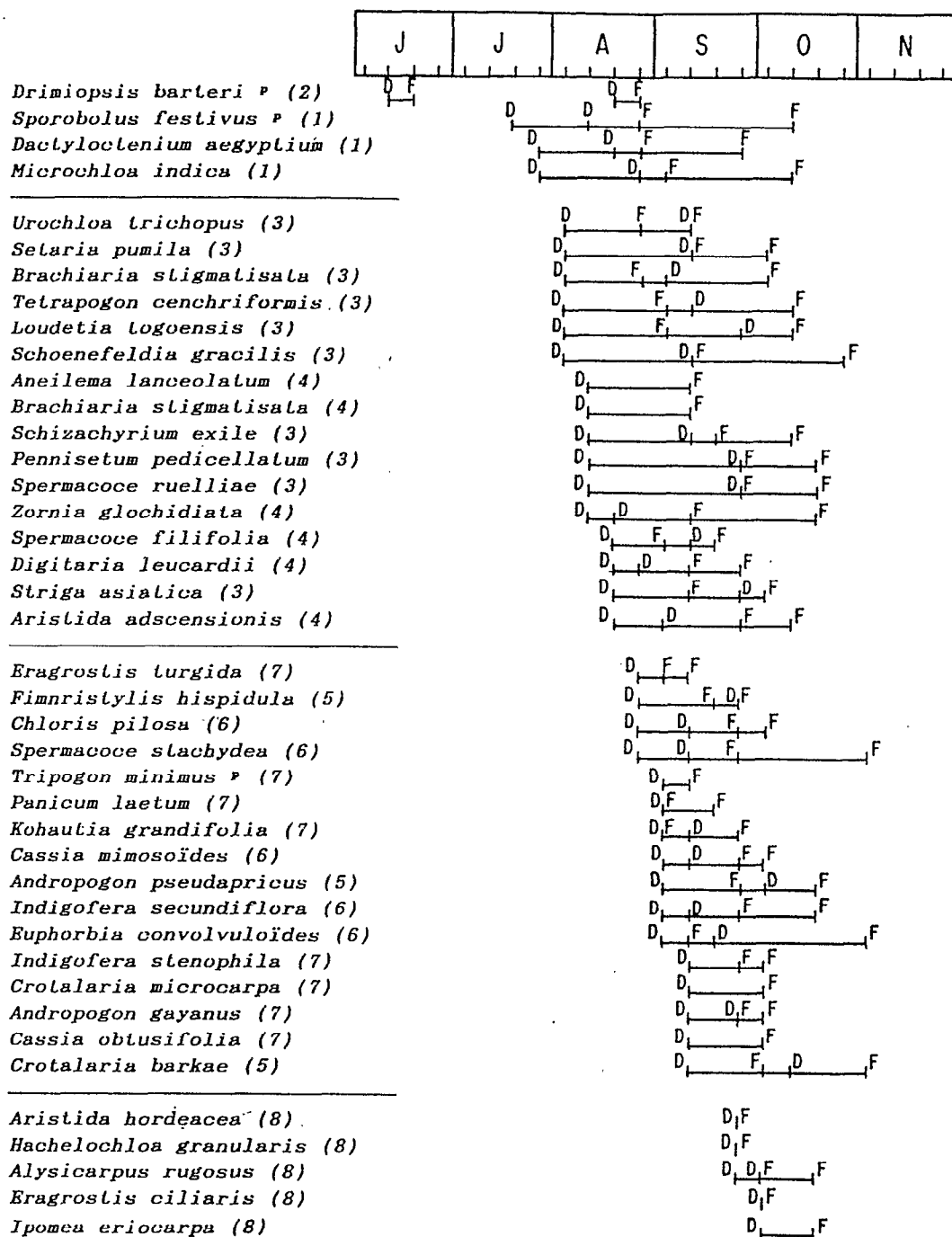


Figure 3.2 - Phénologie des espèces ligneuses et herbacées en relation avec les principaux paramètres climatiques et les disponibilités hydriques du sol au cours de 4 "années pluviométriques" sur vertisol (voir légende figure 3.1)



date observée:

D D F F
première dernière première dernière

D début de floraison
F fin de floraison

(5) groupe phénologique

P espèce pérenne

Figure 3.4 - Répartition des floraisons de quelques espèces herbacées de Mouda, sur trois types de sol, au cours de 4 "régimes pluviométriques"

Même si les limites des classes sont assez subjectives et les différences entre les espèces de deux classes contigües sont peu importantes, les espèces des extrémités du gradient ont des comportements très distincts. La liste des espèces, ordonnées selon leur date d'entrée en floraison (des plus précoces aux plus tardives), ainsi que le groupe auquel chacune appartient, sont présentés dans la figure 3.4. Le classement suivant a été réalisé:

Premières floraisons avant la première semaine d'août:

Groupe 1 (ex.: *Dactyloctenium aegyptium*):

- . Durée de la phase > 2 mois
- . Début de la phase < ou = 1 mois

Groupe 2 (ex.: *Drimiopsis* cf. *barteri*):

- . Durée de la phase = 1 semaine
- . Début de la phase variable

Premières floraisons entre la première et la troisième semaine d'août:

Groupe 3 (ex.: *Loudetia togoensis*):

- . Durée de la phase > ou = 1 mois
- . Début de la phase > 1 mois

Groupe 4 (ex.: *Brachiaria stigmatistata*):

- . Durée de la phase > ou = 1 mois
- . Début de la phase < ou = 1 mois

Premières floraisons entre la deuxième semaine d'août et la deuxième semaine de septembre:

Groupe 5 (ex.: *Andropogon pseudapricus*):

- . Durée de la phase > ou = 1 mois
- . 2 semaines < Début de la phase < ou = 1 mois

Groupe 6 (ex.: *Indigofera secundiflora*):

- . Durée de la phase > ou = 1 mois
- . Début de la phase < ou = 2 semaines

Groupe 7 (ex.: *Andropogon pseudapricus*):

- . Durée de la phase < 1 mois
- . Début de la phase < ou = 3 semaines

Premières floraisons après la troisième semaine de septembre:

Groupe 8 (ex.: *Ipomea eriocarpa*):

- . Durée de la phase < ou = 3 semaines
- . Début de la phase < ou = 2 semaines

3.1.2. LES ESPECES LIGNEUSES

Les ligneux peuvent être divisés en deux groupes, relativement à leur période d'activité photosynthétique: les ligneux à activité photosynthétique permanente (sempervirents) et ceux à activité photosynthétique temporaire (caducifoliés).

Les espèces sempervirentes comprennent 7 espèces: *Annona senegalensis*, *Balanites aegyptiaca*, *Combretum glutinosum*, *Combretum fragrans*, *Combretum collinum*, *Piliostigma reticulatum*, *Piliostigma thonningii*.

Pour celles-ci, l'absence de feuillage n'est dû qu'au passage du feu. Après une perturbation ou un traumatisme (feu, ébranchage...), le feuillage se reconstitue assez rapidement, même en saison sèche.

Les espèces caducifoliées constituent la majorité des espèces de la savane de Mouda. L'activité photosynthétique est plus ou moins longue mais, en général, centrée sur la saison des pluies.

Les groupes de comportements phénologiques sont mieux individualisés que pour les espèces herbacées, car les phases de reproduction, floraison et fructification, sont plus étalées dans l'année,

que ce soit en ce qui concerne l'espèce ou en ce qui concerne la communauté. Quelle que soit la date, il y a toujours au moins une espèce qui est en floraison (ou en fructification). Par ailleurs, le nombre d'espèces et le nombre d'individus par espèce dont la phénologie a été suivie, sont peu élevés, ce qui facilite le classement mais incite à relativiser les résultats obtenus (GROUZIS et SICOT, 1980).

Les espèces ligneuses ont été regroupées, en fonction du rythme de leur activité photosynthétique et de la place de leur période de floraison dans l'année. Le classement est le suivant:

Les ligneux sempervirents:

Groupe 1 (ex.: *Combretum glutinosum*):

- . Floraison entièrement en saison sèche

Groupe 2 (ex.: *Piliostigma thonningii*):

- . Début de floraison en fin de saison des pluies

Groupe 3 (ex.: *Combretum collinum*):

- . Début de floraison en saison sèche, achèvement en saison des pluies

Groupe 4 (ex.: *Balanites aegyptiaca*):

- . Plusieurs floraisons dans l'année, une seule est suivie de fructification

Ligneux caducifoliés:

Groupe 5 (ex.: *Lannea humilis*):

- . Début de floraison en début de saison des pluies

Groupe 6 (ex.: *Acacia gerrardii*):

- . Début de floraison en pleine saison des pluies

Groupe 7 (ex.: *Bridelia ferruginea*):

. Début de floraison en fin de saison des pluies

Groupe 8 (ex.: *Dombeya quinqueseta*):

. Floraison entièrement en saison sèche

Groupe 9 (ex.: *Sterculia setigera*):

. Début de floraison en saison sèche, achèvement en saison des pluies

3.2. DISCUSSION

3.2.1. LES ESPECES HERBACEES

Tout d'abord, on remarque que de jeunes plantules sont observées jusqu'en fin de saison des pluies (septembre), sur l'ensemble des sites, quel que soit le "régime pluviométrique" (figures 3.1, 3.2 et 3.3). Ainsi, **la durée des phases observées à l'échelle de l'espèce est bien supérieure à celle d'un seul individu de l'espèce**. Cet écart est réduit pour les espèces tallantes, dont la plupart des pieds présentent une succession d'émissions de bourgeons floraux, depuis la première floraison jusqu'au dessèchement complet des organes photosynthétiques et reproducteurs.

L'analyse des comportements phénologiques des espèces herbacées de Mouda rend difficilement compte des liaisons existant entre un comportement donné et le type biologique de l'espèce; le nombre d'espèces pérennes est bien trop faible pour permettre de généraliser les résultats obtenus. Apparemment, **herbes annuelles et herbes pérennes montrent de grandes similitudes dans leurs rythmes d'activités**.

FOURNIER (1990) a fait le même constat en étudiant la répartition des floraisons de la strate herbacée de Nazinga. Néanmoins, dans beaucoup de savanes, des comportements différenciés de ces deux types biologiques ont été mis en évidence

(GRANIER et CABANIS, 1975; MONASTERIO et SARMIENTO, 1976; MENAUT et CESAR, 1979; MENAUT, 1983; SARMIENTO et MONASTERIO, 1983; SARMIENTO, 1983; FOURNIER, 1990). En milieu aride également, la forte variabilité de la saison favorable maintient une diversité élevée des types biologiques, dont aucune caractéristique physiologique et phénologique n'est adaptée de façon optimale; ainsi, plusieurs stratégies très différentes coexistent (JACKSON et BLISS, 1984).

Malgré la forte concentration des activités photosynthétiques et de reproduction des espèces herbacées, les groupes établis, relativement à la période de floraison (partie 3.1.1) traduisent des différences dans les rythmes d'activités des plantes de cette strate. Les comportements peuvent être analysés en tant que réponses à l'environnement propres à chaque groupe, même si la plupart ne diffèrent que par quelques nuances.

3.2.1.1. Stratégies des groupes identifiés

On a vu (chapitre II) que l'entrée en floraison de la plupart des espèces de la strate herbacée coïncidait avec la fin de la croissance végétative. La précocité de la floraison du **groupe 1** traduit donc un développement végétatif réduit, c'est-à-dire des besoins moindres. Ce comportement peut être interprété comme une adaptation à des circonstances rigoureuses (GRANIER et CABANIS, 1975). Les espèces qui peuvent se reproduire rapidement ont pu mettre en place des populations compétitives par le biais d'un stock de graines important. C'est particulièrement vrai pour les espèces annuelles comme *Dactyloctenium aegyptium*, dont on a vu l'abondance des graines viables dans le sol ferrugineux (chapitre II).

L'espèce pérenne de ce groupe (*Sporobolus festivus*) se rapproche de celle du **groupe 2** (*Drimiopsis* cf. *barteri*). Toutes deux "évitent" la très forte compétition, en début de saison, pour la colonisation du territoire (germination et installation des plantules d'annuelles), grâce à la permanence d'organes souterrains (rhizome pour la première et bulbe pour la seconde). Cependant, contrairement à *Drimiopsis*

barteri (groupe 2), *Sporobolus festivus* nécessite une activité photosynthétique préalable à la floraison. Cette nécessité traduit l'absence (ou la faible quantité) de réserves souterraines, ce qui la rapproche des espèces annuelles.

Le **groupe 1** présente une période de début de floraison réduite (inférieure ou égale à un mois), ce qui suppose une plasticité relativement faible; en effet, le groupe ne "profitera" pas d'une disponibilité hydrique tardive pour accroître sa production de graines, grâce à un étalement de sa floraison.

Le **groupe 2** consacre, lui, la quasi totalité de la saison des pluies à reconstituer ses réserves. Celles-ci sont mobilisées dès le début de la saison suivante, pour une reproduction précoce, rapide. Ce comportement constitue la stratégie la mieux adaptée à des disponibilités hydriques faibles et de très courte durée. En quelque sorte, la reproduction se fait indépendamment des disponibilités hydriques; leur irrégularité en début de saison ne l'affecte pas; en revanche, dès qu'elles s'accroissent, la plante reconstitue ses réserves. L'exemple le plus "typique", et le plus commun, du comportement de *Drimiopsis barteri* est illustré dans la figure 3.2 (vertisol), sur les quadrats irrigués en 1987. Le caractère d'adaptation à l'aridité de cette stratégie se traduit par l'abondance de l'espèce dans les milieux les plus fortement dégradés, qui déterminent l'aridité édaphique la plus marquée (hardés).

Le **groupe 3** se rapproche du **groupe 1**, avec l'avantage supplémentaire d'une plus grande plasticité (début de floraison pouvant s'étendre sur plus d'un mois). L'hétérogénéité du comportement phénologique des individus de la population confère à l'espèce une meilleure adaptabilité à la variation saisonnière des disponibilités en eau. Les individus qui sont mûrs les premiers assurent le minimum de la production de graines pour la génération suivante; mais si les conditions sont favorables plus longtemps, les espèces ont l'opportunité de produire plus de descendants, grâce à la maturité plus tardive des dernières cohortes. Par ailleurs, ce groupe n'entre en floraison qu'au moment où les réserves hydriques du sol

ont été, le plus surement, reconstituées (en août). Le risque d'avortement de la floraison, à cause de périodes de sécheresse pouvant suivre son initiation, est donc limité au maximum. On trouve, dans ce groupe, l'espèce qui domine le vertisol (*Loudetia togoensis*), celle qui domine le sol hardé (*Schoenefeldia gracilis*) et celle qui domine généralement le sol ferrugineux (*Setaria pumila*).

Ces avantages sont réduits pour le **groupe 4**, plus dépendant des conditions hydriques (période de début de floraison moins étalée, inférieure ou égale à 1 mois). Cependant, l'avantage d'une synchronisation de la floraison sur la période la plus régulièrement et la plus abondamment arrosée (le mois d'août) est conservé. L'absence de plasticité dans l'initiation de la floraison est compensée par l'évitement d'un gaspillage trop important d'individus en phase de reproduction, en cas de saison sèche précoce. Relativement au **groupe 3**, une proportion plus élevée d'individus en floraison a des chances de grainer. Le comportement du **groupe 4** pourrait être qualifié de stratégie de la sécurité et de l'économie.

Le **groupe 5** se rapproche beaucoup du **groupe 3**. Mais avec une floraison plus tardive, la période durant laquelle la maturation est possible est réduite. Le groupe compense cet handicap en diminuant sa plasticité (étalement du début de la floraison entre 2 semaines et 1 mois seulement). Le risque d'une sécheresse, ou d'un feu précoce, empêchant l'arrivée à maturité des graines, est également plus élevé (les feux sont abondants surtout en octobre dans le secteur d'étude, pour débroussailler les vertisols et y repiquer le "mouskwari").

La plasticité du **groupe 6** est encore plus réduite: le début de floraison ne s'étale pas sur plus de deux semaines. Mais la durée de la floraison est encore longue (supérieure ou égale à 1 mois); le risque qu'une forte proportion d'individus en floraison n'arrive pas à grainer est donc encore élevé.

Les espèces du **groupe 7**, à floraison aussi tardive que les deux groupes précédents (5 et 6), limitent la probabilité d'échec de la

fructification, en réduisant la durée de la floraison (inférieure ou égale à 1 mois).

L'importance plus prononcée sur le sol ferrugineux d'espèces appartenant à ces 3 groupes (5, 6 et 7) à floraison assez tardive (*Chloris pilosa*, *Spermacoce stachydea*, Légumineuses...), peut s'expliquer, en partie, par l'intervention également plus tardive des feux, par rapport aux vertisols; les sols ferrugineux ne sont cultivés qu'en saison des pluies; le feu y est pratiqué plutôt en saison sèche (décembre-janvier), malgré de possibles accidents fin octobre (1987, figure 3.1).

Enfin, les espèces du **groupe 8** présentent une floraison limitée. Très tardive dans la saison, sa durée est très courte (inférieure ou égale à 3 semaines), les deux aspects étant vraisemblablement en relation. Ces espèces sont assez peu abondantes sur les trois stations étudiées. Par conséquent, il est difficile de discerner si la durée très courte de la floraison est due essentiellement à un faible nombre d'individus représentant chaque population, ou si le faible nombre d'individus recensés est le résultat d'une floraison trop tardive pour qu'un grand nombre de graines arrivent à maturité à chaque génération. Les deux phénomènes sont certainement liés.

En résumé, **il semble qu'il y ait une relation étroite entre la précocité de la floraison, sa durée et l'étalement de son initiation** (sa plasticité). A des exceptions près (en particulier les espèces fleurissant les premières, groupes 1 et 2), **plus les premières floraisons d'une espèce sont avancées dans la saison, plus la durée de la phase est courte et la période pendant laquelle son initiation est possible est réduite**. Les annuelles de milieux où l'eau est disponible sur une courte période doivent démarrer leur reproduction tôt ou avoir un schéma d'allocation des ressources qui maximise la reproduction avant que leur seuil de résistance à la sécheresse ne soit dépassé par le dessèchement du sol (JACKSON et BLISS, 1984). Cependant, les Graminées qui coexistent se reproduisant activement par graines, elles devraient différer, non seulement dans leurs structures de croissance et leurs phénologies, mais également dans la démographie

de leurs semences (SILVA et ATAROFF, 1985). On peut ainsi supposer que les espèces les plus tardives compensent un plus grand risque de mortalité par une production de graines plus élevée par individus (en nombre ou en poids).

Le succès d'espèces appartenant au **groupe 3** (les espèces dominantes des trois stations respectives) est en partie déterminé par une stratégie de reproduction avantageuse, dans les conditions du secteur d'étude: floraison ne débutant jamais avant l'arrivée des pluies régulières et abondantes (août); précocité relative de la reproduction permettant à un maximum de graines d'arriver à maturité et d'être disséminées; hétérogénéité intra-spécifique, autorisant une certaine plasticité dans la reproduction, et un opportunisme certain vis à vis des disponibilités hydriques.

3.2.1.2. Influence de la répartition des disponibilités hydriques

Si on analyse la répartition des floraisons sur les 3 types de sol (figure 3.5) pour les 4 années pluviométriques (figure 3.6), on constate qu'il y a un très faible étalement de cette phase, de part et d'autre du mois de septembre.

A Mouda, les plantes disposent de très peu de temps pour se développer (activités photosynthétiques), accumuler des réserves, et les utiliser pour se reproduire. FOURNIER (1990) a montré que la grande plasticité phénologique des espèces herbacées des savanes tropicales africaines, en particulier annuelles, leur permet d'adapter leur cycle de vie aux conditions climatiques. A l'échelle de la communauté, quand on passe du sud au nord de l'aire de répartition des savanes, cette plasticité spécifique conduit à une concentration de plus en plus forte de la période de reproduction, au fur et à mesure que la saison des pluies raccourcit. Les espèces les plus tardives sont plus précoces, les plus précoces sont plus tardives. **Lorsque le milieu se fait plus contraignant, une uniformisation des phénologies se dessine.** C'est pourquoi, en ce qui concerne les communautés d'annuelles de Mouda, il est peu surprenant de

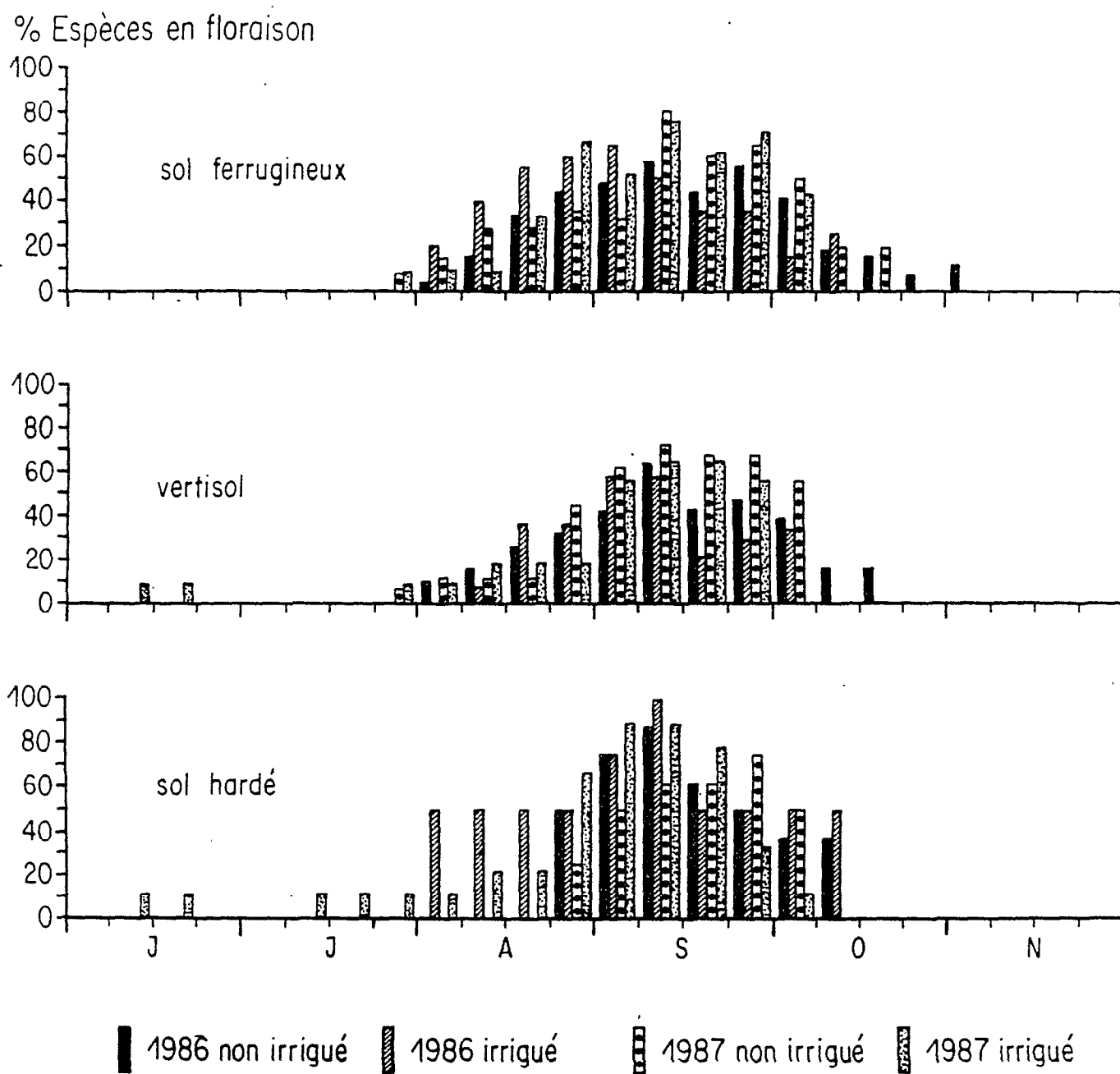


Figure 3.5 - Répartition de la floraison sur chaque type de sol, au cours des quatre "années pluviométriques"

% Espèces en floraison

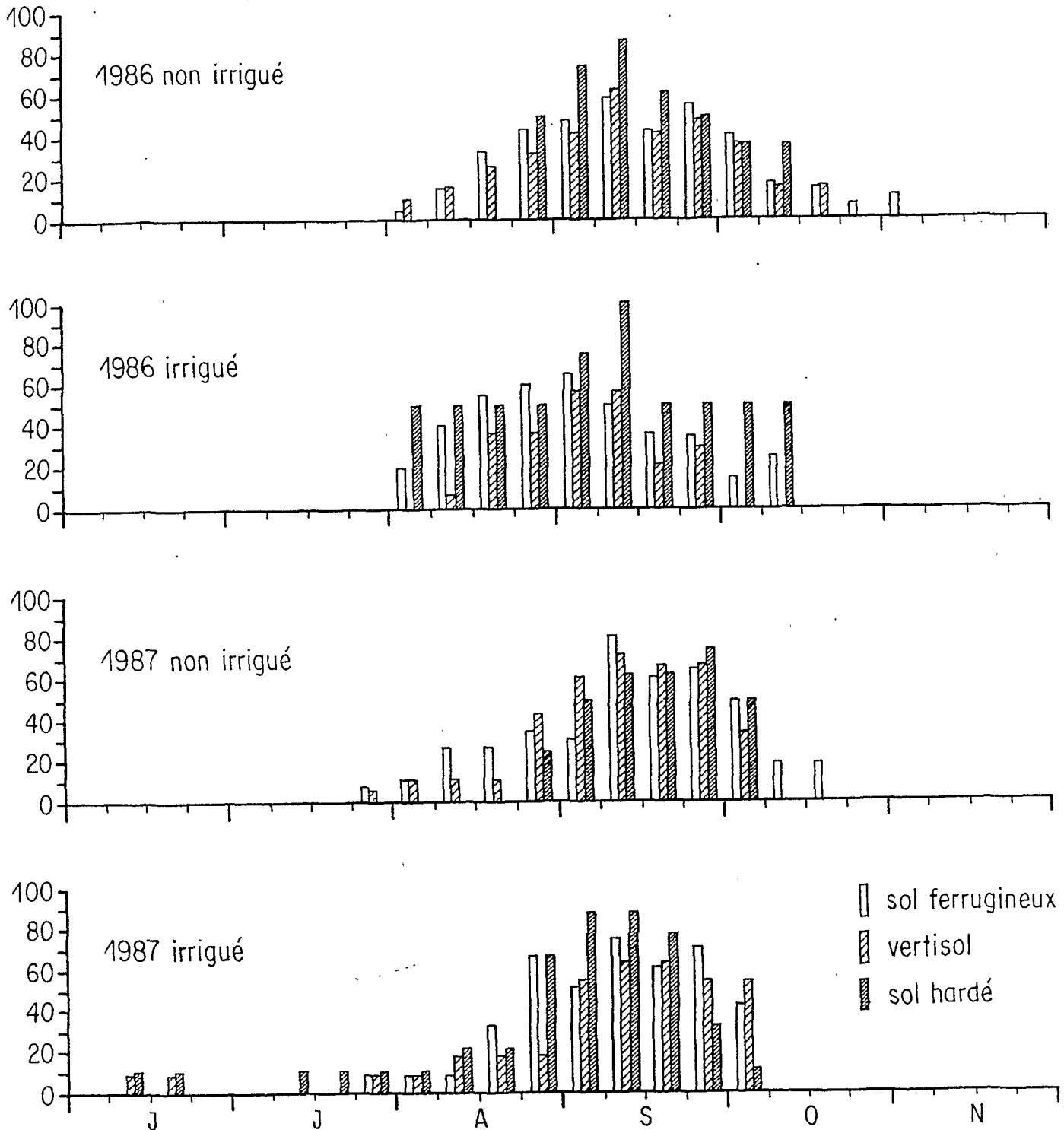


Figure 3.6 - Répartition de la floraison au cours de chacune des quatre "années pluviométriques", sur les trois sols.

constater un grand recouvrement des phases de reproduction, et une forte concentration de celles-ci, avant que les conditions ne redeviennent défavorables.

La comparaison de la distribution des phases de floraison entre les quatre "régimes pluviométriques" (figure 3.6) confirme qu'une **croissance démarrée précocement** (1986 par rapport à 1987, quadrats irrigués en 1986 par rapport aux quadrats non irrigués) **tend à entraîner un décalage dans le même sens de la période à laquelle la majorité des espèces d'une communauté sont en fleurs**. Ceci démontre que, chez les annuelles, la période de croissance végétative est limitée dans le temps, quelle que soit la durée pendant laquelle l'eau est disponible. **Le développement des plantes dépend des quantités d'eau disponibles pendant une durée déterminée.**

JACKSON et ROY (1986) ont d'ailleurs montré, en conditions contrôlées, que la fin de la période végétative de graminées annuelles méditerranéennes ne variait pas, même sous traitement abondamment irrigué, contrairement aux graminées pérennes. Les potentiels hydriques des plantes annuelles décroissent et le cycle s'achève, dans tous les cas, avant le début de la sécheresse; ces auteurs en concluent que les annuelles apparaissent comme étant adaptées aux années les plus sèches, plutôt qu'à la pluviosité de l'année moyenne. Quoique ces résultats concernent des espèces méditerranéennes, ils confirment **l'indépendance du cycle de vie des annuelles vis à vis de la durée de la période favorable, au delà d'un certain seuil qu'il serait nécessaire de déterminer.**

MOONEY et *al.* (1986) constatent également des variations inter-annuelles comparables du début de floraison (entre 2 et 4 semaines) pour des espèces annuelles de milieu méditerranéen de Californie. Ces auteurs en déduisent que le signal déclencheur de la phase pourrait être une valeur particulière du potentiel hydrique.

La concentration de la phase de floraison de l'ensemble des espèces de la communauté tend à être de plus en plus forte quand on passe du sol ferrugineux au vertisol puis au sol hardé (figure 3.5).

Cette variation inter-site devrait traduire une contrainte de plus en plus prononcée, de la même façon qu'il y a une concentration des phases de reproduction avec le raccourcissement de la saison des pluies, le long du gradient climatique sud-nord.

Cette relation se conçoit en ce qui concerne le sol hardé (figure 3.1). **La faiblesse des disponibilités hydriques limite la durée du cycle des plantes.** Les espèces qui arrivent à s'installer ne croissent pas beaucoup (nanisme) mais se reproduisent tout de même (voir figure 3.3). A l'échelle de la population, la sécheresse précoce, en fin de saison, limite l'arrivée à maturité des individus installés tardivement. CISSE (1986) conclut dans le même sens, en montrant que la redistribution des pluies par le substrat conduit à une localisation des espèces à cycle long dans les dépressions, et une localisation des espèces à cycle court sur les pentes et en haut de topographie.

Cependant, l'explication n'est plus satisfaisante en ce qui concerne le vertisol et le sol ferrugineux. En effet, la durée pendant laquelle l'eau est disponible dans ces deux sols, au delà de 20 cm de profondeur, inclut largement celle du cycle de vie des herbacées de chaque station (figures 3.1 et 3.2). La profondeur des racines des plantes herbacées atteint celle du front d'humectation du sol (FLORET, comm. verb.). Contrairement au sol hardé, **ce ne sont donc pas les disponibilités hydriques qui limitent la durée de la floraison sur le vertisol et le sol ferrugineux.** La raison de la concentration de cette phase, quand on passe du sol ferrugineux au vertisol, doit être recherchée ailleurs.

3.2.1.3. Influence conjointe d'autres facteurs

Nous venons de montrer qu'il n'existait pas, *à priori*, de relation entre l'étalement des phases de floraison, des espèces des communautés sur vertisol et sur sol ferrugineux, et la durée de la période pendant laquelle l'eau est disponible dans ces deux sols. En revanche, **il en existe une entre la concentration des floraisons et la richesse spécifique de la communauté**, quand on passe du hardé au vertisol, puis au sol ferrugineux.

Cette relation tend à confirmer l'hypothèse que la floraison est soumise à un déterminisme plus phylogénétique qu'extrinsèque (KOCHMER et HANDEL, 1986; FOURNIER, 1990).

De plus, elle confirme également le processus de "complexification" des structures communautaires avec l'augmentation de l'hétérogénéité de l'habitat (GODRON et *al.*, 1981). Un milieu hétérogène, comme le sol ferrugineux, permet l'expression d'un plus grand nombre de niches d'utilisation des ressources, donc de rythmes spécifiques de la phase de reproduction, qu'un milieu homogène, comme le vertisol. Cette différence entre les deux communautés se traduit par un plus fort recouvrement des niches phénologiques sur vertisol que sur sol ferrugineux (niches sympatriques sur le premier, allopatriques sur le deuxième).

La succession des floraisons des espèces d'une même communauté est souvent interprétée comme un trait adaptatif, sous l'effet de la compétition et de la co-adaptation. Le fort recouvrement des périodes de floraison suggère une faible influence de la compétition sur le déterminisme de ce caractère phénologique (FOURNIER, 1990). On a vu (chapitre II) que la compétition pour l'eau pouvait être importante lors des phases d'installation. La quantité de graines produites par une espèce - son potentiel d'installation pour l'année suivante - est en relation étroite avec son abondance relative au moment de sa phase reproductive, à l'état adulte. Plus il y a d'individus installés à cette période, plus la production de graines est élevée. Ainsi, le succès de régénération de l'espèce est, en fait, assuré par ses possibilités d'installation et son aptitude à s'appropriier les ressources disponibles au cours des stades antérieurs à la phase de reproduction. Cela ne contredit pas le fait qu'un recouvrement important des phases de floraison traduit l'existence d'une compétition souterraine encore intense entre les plantes, après leur installation, pour l'utilisation des ressources hydriques à des fins de reproduction. A ce stade, la répartition de l'eau disponible ne doit plus être déterminante, jusqu'au dessèchement du sol.

Si la répartition saisonnière des disponibilités en eau constitue un déterminant, principalement de l'initiation de la croissance végétative, le photopériodisme est reconnu comme jouant un rôle important dans l'initiation de la phase reproductive des espèces.

MERLIER (1972) a qualifié de "non sensibles au photopériodisme", les espèces dont l'écart entre les durées des cycles extrêmes est inférieur à l'écart entre les dates extrêmes. Pour tenir compte de la variation de l'importance relative de ce facteur en fonction des espèces, nous avons considéré qu'elle est inversement proportionnelle à la durée comprise entre la première et la dernière date, auxquelles des débuts de floraison sont observés dans une population (figure 3.4). On constate qu'il existe des espèces très sensibles, comme *Brachiaria stigmatisata*, *Zornia glochidiata*, *Digitaria leucardii*, *Cassia mimosoides*, *Indifera ssp.*, ..., des espèces presque indifférentes, comme *Urochloa trichopus*, *Loudetia togoensis*, ..., ainsi que toute une gamme d'espèces intermédiaires.

L'effet du photopériodisme ne peut pas être négligé, même pour les espèces les plus plastiques. En effet, BREMAN et al. (1982) ont constaté que la phase végétative de *Schoenefeldia gracilis* en Afrique de l'ouest (14° nord) pouvait durer 85 jours, lorsque la pluviosité était suffisante en période de jours longs. Cette période est réduite à 40 jours, lorsqu'on entretient une alimentation en eau équivalente en période de jours courts. Ces résultats confirment la grande plasticité de l'espèce (groupe 3), mais aussi, et surtout, ils soulignent l'importance de l'effet conjoint de la longueur du jour et de la pluviosité sur ses rythmes phénologiques.

Cependant, la relation supposée entre la sensibilité au photopériodisme et la durée de l'initiation de la floraison doit être considérée avec prudence. En effet, les relevés prennent en compte l'ensemble des taxons, indépendamment de leur abondance. Il paraît très improbable que les populations constituées d'un très faible nombre d'individus (espèces du groupe 8, par exemple), puissent

représenter la majorité de la niche potentielle d'une espèce, sur l'axe de sa sensibilité au photopériodisme.

Enfin, la sélection exercée par le feu, qui intervient le plus souvent en début de saison sèche (octobre), ne peut pas être négligée. En particulier sur le vertisol, les disponibilités hydriques sont abondantes encore, après la fin des pluies (figure 3.2). Elles devraient permettre, en l'absence de feu, l'expression de cycles plus longs et plus tardifs que ceux recensés sur la station. Par exemple, les espèces du groupe 8 devraient être mieux représentées et, probablement, montrer une durée plus longue de la floraison.

3.2.1.4. Conclusion

En milieux arides et semi-arides, de nombreux auteurs soulignent, outre la variabilité de leur apparition, la forte variabilité inter-site et inter-annuelle des cycles phénologiques de communautés d'espèces annuelles. A l'échelle locale (bassin-versant), l'étude des communautés herbacées de Mouda montre, au contraire, de très faibles variations spatiales, temporelles et inter-spécifiques des phases phénologiques. La constance des cycles peut être reliée à la périodicité relativement régulière d'une saison favorable assez courte.

Ce double caractère de la saison des pluies empêche une différenciation importante des niches. Cela n'exclut pas, en accord avec les théories sur l'équilibre d'une communauté (Mc ARTHUR, 1968; WHITTAKER, 1975), que le faible décalage des phases de floraison, observé au niveau des groupes identifiés dans la partie 3.1.1., ait pu contribuer, en jouant un rôle mineur, à la coexistence de l'ensemble des espèces (FRANKIE et *al.*, 1974; WALKER et PEET, 1983).

En général, les annuelles poussent et se reproduisent rapidement lors de périodes d'humidité abondante (ADAM, 1957; BEATLEY, 1967, 1969 et 1974; ACKERMAN et BAMBERG, 1974; KEMP, 1983). C'est pourquoi elles semblent particulièrement bien adaptées à des périodes de disponibilités hydriques courtes, mais

importantes, quelle que soit la place de ces périodes dans l'année; leurs potentialités ne paraissent limitées que par la durée nécessaire pour germer et croître avant de se reproduire (contrairement aux pérennes), ce qui explique leur relatif insuccès sous des climats où les disponibilités hydriques sont, en quantité et en répartition, encore plus irrégulières qu'en savane (milieux arides, désertiques).

Le fait que l'initiation florale puisse intervenir dans une large gamme - limitée seulement par les possibilités de croissance préalable - tend à démontrer **l'absence d'adaptation de la phase de reproduction à un environnement dans lequel l'eau est le facteur limitant** (MOTT et CHOUARD 1976).

L'initiation de la floraison est vraisemblablement sous la dépendance de facteurs intrinsèques autant que de facteurs extrinsèques. Leur importance relative varie suivant les espèces et suivant les conditions dans lesquelles elles se développent. **La répartition saisonnière des disponibilités en eau semble jouer un rôle mineur dans ce déterminisme.**

On n'a pas jugé opportun de comparer la variation de cette phase, espèce par espèce, entre les trois sites au cours d'une même année; l'importance des populations varie considérablement d'un site à l'autre (voir chapitre II) et introduirait certainement un biais important. Il semble cependant que, **en dessous d'un certain seuil, la diminution des quantités d'eau disponible dans le sol intervienne pour modifier la durée du cycle de vie des espèces** (CISSE, 1986).

A Mouda, le cycle de vie des espèces herbacées est limité en grande partie 1) par la courte saison des pluies, 2) par le feu dès que celle-ci s'achève.

3.2.2. LES ESPECES LIGNEUSES

Les résultats obtenus concordent avec ceux d'autres auteurs, pour les mêmes espèces ligneuses de savane africaine (MENAUT et

CESAR, 1979; POUPON, 1979; PIOT et *al.*, 1980; NOUVELLET, 1987; FOURNIER, 1990).

Malgré l'observation d'un petit nombre d'espèces et d'individus par espèce, les spectres phénologiques montrent que les espèces ligneuses ont des rythmes d'activité très différents les uns des autres, et répartis sur toute l'année.

3.2.2.1. Stratégies des groupes identifiés

Les espèces sempervirentes (groupes 1 à 4) présentent une baisse de l'activité photosynthétique en saison sèche, et le contenu chlorophyllien atteint son maximum en saison des pluies. Les plantes utilisent, de cette façon, toute la saison humide pour maximiser leur gain de carbone; le renouvellement du système est laissé à une période moins favorable (entre décembre-janvier et mars-avril), au moment où, de toutes manières, l'intensité de la photosynthèse est plus faible, en raison des difficultés croissantes pour l'acquisition de la ressource hydrique (MONASTERIO et SARMIENTO, 1976; SARMIENTO et MONASTERIO, 1983). La dessiccation est limitée par le caractère sclérophylle, plus ou moins marqué, des feuilles adultes (WALTER, 1971). Ces espèces sont des "arido-actives" au sens d'EVENARI et GUTTERMAN (1976) et EVENARI (1986). La permanence de l'activité photosynthétique, malgré sa réduction en saison sèche, leur confère une bonne résistance aux perturbations telles que le feu, l'ébranchage, le pâturage ou la coupe franche. En particulier après le passage du feu, le reverdissement est assez rapide (moins d'un mois, figures 3.1 et 3.2).

Certaines espèces se reproduisent en saison sèche (groupe 1). La période favorable est exclusivement consacrée à la photosynthèse. La reproduction se déroulant après la période de plus grand risque, quant au passage du feu (octobre, figure 3.1 et 3.2), les organes reproducteurs sont rarement brûlés. De plus, les fruits sont peu parasités et peu soumis à la prédation, au cours de la saison sèche.

- Les espèces qui se reproduisent en fin de saison des pluies (**groupe 2**) bénéficient de quantités d'eau importantes dans la plupart des sols à cette période (figures 3.1 et 3.2). Cependant, elles encourent un plus grand risque de ne pas achever leur cycle sexué, à cause de la forte probabilité de passage du feu, juste après la formation des fleurs (figures 3.1 et 3.2).

Les espèces correspondant au **groupe 3** (début de floraison en fin de saison sèche) renouvellent leurs réserves en même temps qu'elles achèvent la phase sexuée, grâce à la saison des pluies qui succède à la floraison (en la chevauchant en partie); elles évitent le feu, mais les prédateurs et les parasites doivent être nombreux à cette période.

Les espèces qui peuvent fleurir plusieurs fois dans l'année, (**groupe 4**) montrent un comportement relativement "opportuniste". On note que cette stratégie n'est pas exclusive des espèces que nous avons recensées dans le **groupe 4**. En effet, NOUVELLET (1987) remarque également, dans un secteur d'étude proche de Mouda (Laf), l'apparition puis la disparition de fleurs en avril sur *Combretum glutinosum* (non observées par nous); l'auteur précise que des floraisons, suivies de fructifications, ont aussi été observées en avril au Niger sur cette espèce. POUPON (1979) a noté une floraison supplémentaire d'*Acacia senegal*, en zone sahélienne au Sénégal, en janvier-février. Dans le cadre de cette étude, les fructifications des espèces du **groupe 4** ont eu lieu seulement en saison des pluies, donc au moment où les disponibilités hydriques étaient abondantes. Si ces espèces montrent une certaine plasticité dans l'initiation de leur floraison, le succès de celle-ci pour la reproduction (la fructification) semble dépendre fortement des quantités d'eau disponibles. Néanmoins, cette plasticité suggère que les plantes ont la possibilité d'adapter leur cycle reproducteur à d'autres rythmes de disponibilités en eau que ceux de la savane de Mouda.

Les espèces caducifoliées des **groupes 5 à 7** présentent des stratégies qui s'apparentent à celles des espèces de la strate herbacée. Ce sont des espèces "arido-passives" (EVENARI et GUTTERMAN,

1976; EVENARI, 1986); elles "échappent" à la sécheresse en limitant la photosynthèse et la reproduction sexuée à la saison des pluies.

Cependant, les floraisons les plus précoces se situent bien avant celles des herbacées. En effet, l'initiation florale des espèces du **groupe 5** a lieu dès les premières pluies, parfois juste avant, et suit ou précède de très peu l'apparition des feuilles. A cette période, seul le sol ferrugineux dispose d'eau disponible en profondeur (entre 0 et 80 cm, figure 3.1), et en très faible quantité. Les plantes utilisent toute la saison des pluies pour photosynthétiser et se reproduire. Le passage du feu ne risque pas d'entraver la reproduction. *Strychnos spinosa* porte des fruits jusqu'au milieu de la saison sèche (figure 3.1), mais ils sont protégés par une grosse coque.

Les ligneux des **groupes 6 et 7** apparaissent comme étant les plus étroitement en concurrence avec les espèces herbacées (reproduction en pleine, ou en fin de, saison des pluies). La différence entre la phénologie des deux strates réside surtout dans l'étendue des phases.

Les espèces du **groupe 6** assurent leur reproduction en conditions optimales du point de vue ressources hydriques, avec une meilleure chance que le **groupe 7** de voir les graines arriver à maturité avant le passage du feu.

Les espèces du **groupe 7**, dont le comportement se rapproche de celui de la majorité des espèces herbacées, utilisent la plupart de la saison favorable pour photosynthétiser; la reproduction est initiée juste avant que les conditions ne redeviennent défavorables (diminution du stock d'eau dans le sol, chute de l'hygrométrie).

Enfin, parmi les espèces caducifoliées, certaines sont "arido-actives": elles se reproduisent en saison sèche (**groupes 8 et 9**).

Ces deux groupes développent des comportements sexuels proches de ceux de certains groupes d'espèces sempervirentes. Le **groupe 8** est

très semblable au groupe 1, et le groupe 9 au groupe 3. L'activité photosynthétique est cependant limitée à la saison des pluies.

3.2.2.2. Influence de la répartition des disponibilités hydriques

Malgré des activités couvrant la totalité du calendrier annuel, la période pendant laquelle la plupart des espèces sont en feuillaison, en floraison, et en fructification, est la saison des pluies (figures 3.1, 3.2 et 3.3).

Les effets de la rigueur et de la durée, relativement longue (6 à 8 mois), de la saison sèche se traduisent par l'abondance des espèces caducifoliées dans le secteur d'étude (groupes 5 à 9). La plupart des espèces sont des "arido-passives" et n'entrent en activité qu'au moment des pluies (groupes 5 à 7). Par ailleurs, peu d'espèces se reproduisent entièrement en saison sèche, que ce soit des espèces sempervirentes (groupe 1) ou caducifoliées (groupe 8).

La redistribution de l'eau de pluie par le substrat peut conduire à des différences dans l'activité photosynthétique d'une même espèce. Par exemple, *Acacia hockii* est sempervirente sur sol ferrugineux (figure 3.1); tous les individus recensés sont défeuillés de fin mars à fin avril sur vertisol (figure 3.2) et de fin février à début juin sur hardé (figure 3.3). De même, *Sterculia setigera* est resté sans feuillage plus longtemps sur hardé que sur sol ferrugineux (figure 3.3). Les scientifiques du Centre de Recherche Forestière (CRF) de l'IRA (Maroua) ont également constaté, dans l'arboretum de Mouda, la défeuillaison plus tardive des arbres en bas de pente que ceux en haut de pente, sur un même substrat (PELTIER, comm. verb.). Chez beaucoup d'espèces, la chute des feuilles pourrait être déclenchée par l'épuisement des disponibilités hydriques du sol.

La répartition saisonnière des disponibilités hydriques influence aussi l'initiation de la floraison de certaines espèces, en fonction de l'année et du type de sol conjointement.

- *Acacia hockii* a fleuri plus tardivement en 1987 qu'en 1986 sur tous les sols; mais le décalage entre les deux années est réduit quand on passe du sol ferrugineux au vertisol, puis au hardé. En effet, sur sol ferrugineux la floraison est intervenue en août en 1986, fin septembre en 1987 (figure 3.1); sur vertisol ce fut début septembre en 1986 et fin septembre en 1987 (figure 3.2); sur hardé, elle est intervenue fin septembre au cours des deux années, avec un très faible décalage (figure 3.3). *Piliostigma reticulatum* a démarré sa floraison en juin sur sol ferrugineux lors des deux années (figure 3.1), en août sur vertisol (figure 3.2).

Si l'effet de la sécheresse sur le décalage de la floraison n'est pas évident pour toutes les espèces (l'initiation de la floraison de beaucoup d'espèces a peu varié entre les deux années), en revanche son effet sur le succès de celle-ci est plus net. A Mouda, **une année plus sèche (comme en 1987) a tendance à diminuer le nombre d'individus qui fleurissent, à l'intérieur d'une population.** En effet, pour beaucoup d'espèces, une proportion d'individus moins élevée qu'en 1986, a fleuri en 1987, sur la même station (*Sterculia setigera* sur sol ferrugineux et hardé, *Piliostigma reticulatum* sur sol ferrugineux et vertisol, *Lanea humilis* sur vertisol et sur hardé, *Anogeissus leiocarpus* sur vertisol, *Ziziphus mauritiana* sur vertisol, *Acacia hockii* sur hardé, ...). Cependant, des exceptions existent, puisque c'est l'inverse qui se produit pour *Dichrostachys cinerea* sur hardé (figure 3.3).

Nous n'avons jamais constaté, comme POUPON (1979) le signale, l'absence totale de floraison lors de l'année la plus sèche (1987), sur une même station, lorsqu'elle avait eu lieu l'année précédente (1986, plus humide). En revanche, comme cet auteur, nous avons mis en évidence l'absence de développement de la fructification, donc **l'effet de la sécheresse sur l'échec de la floraison pour la reproduction, et l'écourtement possible de cette phase.** Le premier aspect est illustré par le comportement des espèces pouvant initier une floraison à différentes périodes de l'année, et qui ne fructifient qu'en saison des pluies (groupe 4). De plus, au cours de l'année la plus sèche (1987), *Balanites aegyptiaca* n'a pas fructifié, ni sur vertisol (figure 3.2), ni sur hardé (figure 3.3); il en est de même pour

Pilisotigma reticulatum sur vertisol (figure 3.2). Parmi les espèces caducifoliées également, *Entada africana* sur vertisol n'a pas fructifié en 1987 (figure 3.2). Le deuxième aspect est illustré par la concentration, de 1986 à 1987, de la période pendant laquelle le pourcentage d'individus en floraison est maximum; c'est le cas de quelques espèces comme *Combretum collinum* sur sol ferrugineux (figure 3.1), *Acacia senegal* sur hardé (figure 3.3).

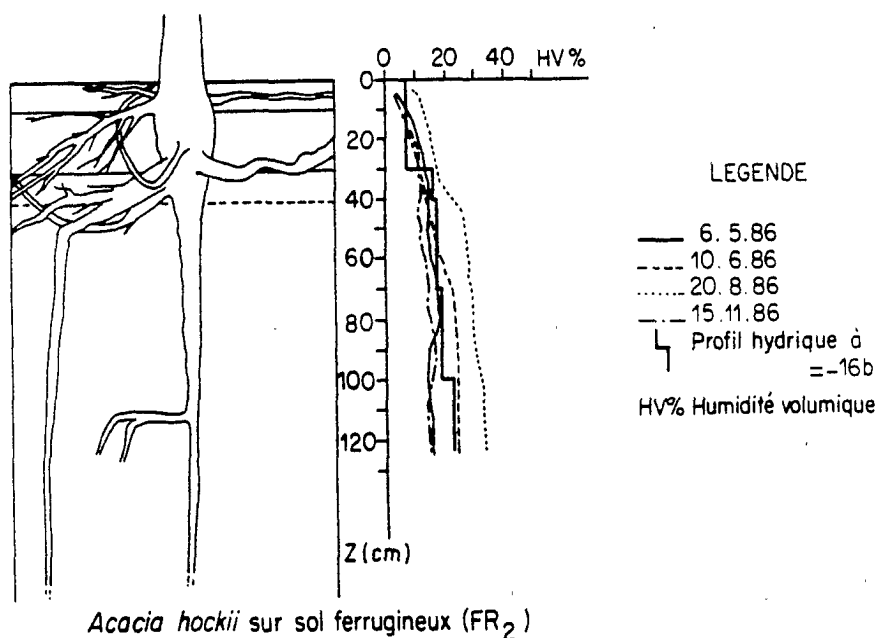
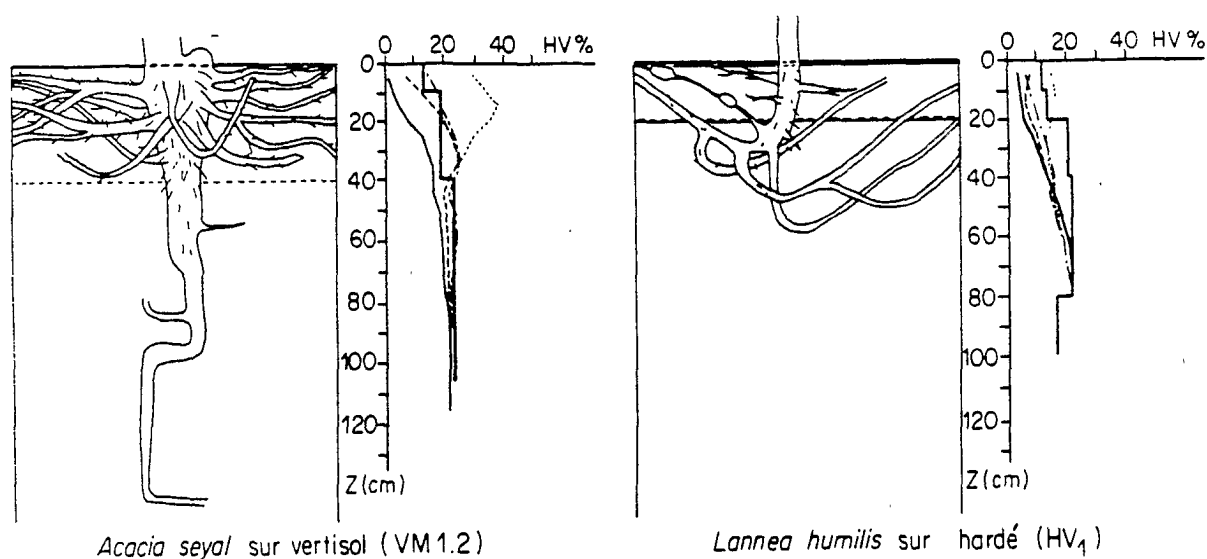
Mais ces constats sont loin d'être généraux; par exemple, *Anogeissus leiocarpus*, sur sol ferrugineux, montre deux pics de floraison, qui semblent correspondre aux deux pics de disponibilités hydriques dans le sol (figure 3.1). Ceci démontre l'influence des quantités d'eau disponible dans le sol sur l'intensité de la floraison.

Par ailleurs, l'aridité du substrat semble influencer, plus fortement que la répartition des pluies, la réalisation de la floraison. Ainsi, par exemple, sur le sol hardé, le cycle d'espèces à reproduction en saison sèche est décalé vers la période plus favorable (*Acacia seyal*); la sécheresse édaphique peut diminuer la proportion d'individus fleurissant (*Acacia hockii*, *Acacia seyal*) ou inhiber totalement la floraison (*Sclerocarya birrea*). De même, le vertisol s'assèche entre 0 et 80 cm de profondeur de février à mai; ce qui n'est pas le cas du sol ferrugineux dans lequel il reste toute l'année un peu d'eau disponible; *Combretum glutinosum*, qui démarre sa floraison en janvier-février sur sol ferrugineux, n'a pas fleuri du tout sur vertisol.

Ces résultats ne concordent pas toujours avec ceux obtenus dans des milieux plus arides. En effet, PIERCE et COWLING (1984) ont conclu à un effet mineur du type de sol sur les phénophases de 173 espèces du Fynbos (Sud-Est du Cap). L'homogénéité, plus grande qu'au Nord-Cameroun, de ces milieux pourrait être une cause des différences constatées. Par ailleurs, SAUER et URESK (1976) ont montré que des disponibilités en eau dans le sol plus importantes une année retardaient la floraison et augmentaient sa durée, pour 9 espèces sur 12 (ligneuses et semi-ligneuses) dans le désert du Nevada.

La répartition sur toute l'année du cycle de vie des espèces ligneuses implique l'existence de moyens leur permettant de constituer des réserves et/ou d'acquérir des ressources hydriques qui sont inaccessibles aux herbacées. La profondeur de leur système racinaire, plus grande que chez les annuelles, est le premier argument évoqué par la plupart des auteurs (WALTER, 1971; WALKER, 1981; WALKER et NOY-MEIR, 1982). L'existence d'eau en profondeur, lorsque les couches superficielles en sont dépourvues, déterminerait alors leurs possibilités d'être actifs quand les herbacées ne le sont plus.

La figure 3.7 montre que les ligneux ont la majorité de leurs racines au-dessus de 40 cm de profondeur. La pérennité d'un système superficiel permet l'exploitation d'un grand volume de sol (les racines latérales sont très longues) et l'utilisation rapide de l'eau dès qu'elle s'infilte dans les horizons superficiels (contrairement aux annuelles qui doivent reconstituer chaque année leur système souterrain). De plus, dans le sol ferrugineux, les arbres produisent effectivement plusieurs racines très profondes, en rapport avec la permanence des disponibilités hydriques en profondeur (figure 3.1). Sur vertisol, malgré un front d'humectation inférieur ou équivalent au $pF_{4,2}$, les racines descendent bien au delà de 40 cm. La forme du pivot racinaire (très coudé) suggère que ce pourrait être à la faveur des fentes de retrait, dans lesquelles l'eau libre s'écoule en début de saison, avant qu'elles se referment. Bien que peu développé par rapport au système superficiel, le système pivotant permet d'extraire l'eau disponible en profondeur, une bonne partie de la saison sèche (figure 3.2). Enfin, sur hardé, les racines descendent jusqu'à 50 à 60 cm de profondeur, alors que l'eau n'est disponible, même en saison des pluies, que dans les 20 premiers centimètres. Il est pratiquement certain que l'action mécanique des racines diminue la compacité du sol au niveau du pied, et accroît ainsi, par rapport au reste du sol, la profondeur du front d'humectation à cet endroit. En effet, les racines de *Lannea humilis* remontent vers la surface, en se développant latéralement, et il n'y a pas de racine pivotante comme dans le vertisol (figure 3.7).



LEGENDE

- 6. 5. 86
- - - 10. 6. 86
- ... 20. 8. 86
- . - 15. 11. 86
- ⌋ Profil hydrique à $\psi = -16b$
- HV% Humidité volumique

Figure 3.7 - Profils racinaires de trois espèces ligneuses, en liaison avec quelques profils hydriques des sols qu'elles occupent

Les résultats d'EYOG MATIG (1982) vont dans ce sens. Cet auteur a suivi, sur hardé, des parcelles forestières soumises à des profondeurs de sous-solage très différentes les unes des autres. Dans tous les cas, il a constaté une progression racinaire des arbres, seulement jusqu'à la limite inférieure du front d'humectation créé par le sous-solage.

Les ligneux ne sont donc pas, sur tous les sols, actifs plus longtemps que les herbacées grâce à l'existence d'un système racinaire profond. En revanche, l'avantage de leur pérennité demeure constante, et peut être renforcé par l'existence d'organes de stockage de l'eau, très visibles chez *Lannea humilis* sur hardé (figure 3.7). Ces organes ne sont pas visibles chez toutes les espèces, mais peuvent être présents. KEMP (1983) mentionne leur existence, dans le tronc ou les racines, chez beaucoup d'arbustes des milieux arides. Enfin, la possibilité d'extraire l'eau à des pF inférieurs à pF_{4,2} ne doit pas être écartée; la figure 3.7 montre qu'en saison sèche, même sur sol ferrugineux, la teneur en eau est très proche du pF_{4,2}. La figure 3.1 confirme que, jusqu'à 80 cm de profondeur, il y a très peu d'eau disponible en saison sèche.

Par ailleurs, BRABANT et GAVAUD (1985) mentionnent l'existence d'une nappe d'eau perchée sur sol ferrugineux, à laquelle les racines des arbres pourraient avoir accès, à travers les fissures de désagrégation de la cuirasse. La présence de cette nappe est confirmée par celle de puits autour du village de Gazal, même si la fosse creusée pour déterminer le profil racinaire ne l'atteignait pas. De plus, il est à peu près sûr que les profils effectués n'ont pas mis en évidence la totalité du système racinaire des ligneux (PONTANIER, comm. verb.). Les dix ou vingt pour cent restant atteignent probablement la nappe, et sont déterminants en conditions de sécheresse.

Ceci pourrait expliquer le recouvrement plus important des ligneux sur la station (recouvrement de 30 à 50 %, contre 20 à 30 % sur vertisol et 5 à 15 % sur hardé, tableau 1.9), la très faible proportion d'espèces épineuses typiquement sahéliennes, comme *Acacia senegal*, *Balanites aegyptiaca*, *Dichrostachys cinerea*, et la forte proportion d'espèces à feuilles larges, moins économes en eau

que les espèces à feuilles étroites (WALTER, 1971), tels que *Combretum* ssp., *Annona senegalensis*, ..., et de grande taille, tels que *Sterculia setigera*, *Sclerocarya birrea*, ...; tous se reproduisent chaque année sur sol ferrugineux (figure 3.1), ce qui n'est pas le cas sur les deux autres stations (figures 3.2 et 3.3).

Nous mettons ici en évidence l'importance de la répartition verticale des disponibilités hydriques, en plus de la répartition horizontale et saisonnière, sur la réalisation des phases du cycle de vie des espèces ligneuses. L'eau disponible en profondeur est moins soumise à l'évaporation que l'eau de surface. Elle se maintient plus longtemps et permet aux pérennes normalement actives en saison sèche (groupes 1 à 4, 8 et 9) de pouvoir boucler leur cycle.

Cependant, on a vu que, pour la plupart des espèces, la répartition de l'eau disponible agit plus sur l'intensité de la floraison et le succès de reproduction que sur sa date d'initiation. La diminution de l'eau disponible dans le sol détermine la senescence des feuilles de certaines espèces seulement; si c'était une généralité, toutes les espèces sur sol ferrugineux devraient être sempervirentes, ce qui n'est pas le cas: *Dombeya quinqueseta*, *Sterculia setigera*, *Sclerocarya birrea*, ... (voir figure 3.1). De même, le débouffrage des arbres avant les pluies (groupe 5 et certaines espèces d'autres groupes comme *Acacia gerrardii* sur hardé), ou en saison sèche (groupes 1 à 4), ne peut pas être relié à l'augmentation du stock d'eau disponible dans le sol.

D'autres facteurs que la répartition des disponibilités hydriques interviennent, prioritairement, dans le déclenchement et le déroulement des phases phénologiques des espèces ligneuses.

3.2.2.3. Influence conjointe d'autres facteurs

Il paraît à peu près clair que le déterminisme du déclenchement des phases phénologiques diffère d'une espèce à l'autre. L'analyse de la variabilité inter-site, ou inter-annuelle, ne permet pas de dégager

des tendances uniformes pour toutes les espèces (voir paragraphe 3.2.2.2.).

Considérons les espèces du groupe 5 qui initient leur feuillaison et leur floraison avant les premières pluies ou au même moment. L'augmentation des disponibilités hydriques du sol est encore très faible, voir non effective. En revanche, c'est le moment où l'hygrométrie remonte nettement (figures 3.1, 3.2 et 3.3). En particulier, **la feuillaison et la chute des feuilles d'espèces caducifoliées**, telles que *Sterculia setigera* et *Sclerocarya birrea*, **paraît assez nettement couplée aux variations de l'hygrométrie** (figures 3.1, 3.2 et 3.3). POUPON (1979) pense également que le débourrage des arbres avant les pluies pourrait être sous la dépendance de l'augmentation de l'humidité atmosphérique. NJOKU (1963) opte plutôt pour un déterminisme par la photopériode.

En ce qui concerne le déclenchement de la floraison, trop de variations existent entre les espèces de Mouda, pour pouvoir formuler des hypothèses simples quant à son déterminisme. PIOT et *al.* (1980) notent qu'à la fois floraison et feuillaison sont assez nettement induites par les variations et les niveaux d'hygrométrie. TURNER et RANDALL (1987) ont montré qu'une augmentation ou une baisse des températures, de la pluviosité, ou une combinaison des deux facteurs, au cours d'une période définie (1 à quelques mois) précédant les dates moyennes de floraison d'arbustes, pouvaient retarder ou avancer la floraison suivant les espèces.

Si le régime saisonnier de l'habitat impose des contraintes aux cycles des espèces, les facteurs biogéographiques et historiques également. Par exemple, *Annona senegalensis* présente, en savane de Lamto (Côte d'Ivoire), une floraison décalée par rapport à la floraison principale à Mouda. MENAUT et CESAR (1979) interprètent la période de cette phase à Lamto, comme une réponse préventive de l'espèce à l'envahissement par les graminées; celles-ci se développent pendant la grande saison des pluies (mars à juillet). A Mouda, 8 individus sur 10 ont montré un début de floraison à cette période (figure 3.1). Ce type de comportement pourrait être interprété comme

le résidu d'un cycle originel, qui se réalisait sous un climat autrefois plus humide ("hypothèse du vieux climat", PIERCE, 1984).

Pour PIERCE (1984), la répartition temporelle de l'utilisation des ressources est un concept simple en soit mais qui, actuellement, implique des interactions hautement complexes entre les exigences eco-physiologiques et les mécanismes de reproduction. **Trop de lacunes, concernant les exigences physiologiques des espèces, existent pour pouvoir interpréter l'échelonnement des floraisons spécifiques comme un mécanisme réducteur de la compétition.** Les phénophases des pérennes ne reflètent pas nécessairement l'utilisation de ressources simultanément disponibles dans le milieu (BEATLEY, 1974; KEMP, 1983; PIERCE, 1984). Ceci est particulièrement vrai pour les espèces de milieux très contraignants du point de vue hydrique (existence d'organes de stockage de l'eau). A cause de la complexité des relations, et de l'inter-dépendance, entre les ressources de l'environnement et les ressources biologiques, **l'alternative d'une différenciation phénologique par la compétition pour la ressource hydrique, ou d'un déterminisme autre, est pratiquement intestable.**

La seule hypothèse réaliste que l'on puisse émettre est, à notre avis, **une dépendance plus étroite de la phase sexuée, vis à vis de la répartition saisonnière des disponibilités hydriques, pour les arbres susceptibles de fleurir à différentes périodes de l'année (groupe 4).** Pour ces espèces, la compétition pourrait intervenir plus fortement dans l'échelonnement des floraisons, la nécessité de ressources hydriques abondantes intervenant dans la concentration des fructifications.

Le feu, généralement plus tardif sur sol ferrugineux (figure 3.1) que sur vertisol (figure 3.2), pourrait bien contribuer au maintien d'une diversité floristique de la strate ligneuse plus élevée sur sol ferrugineux. Il est clair que la phase sexuée des espèces des groupes 2 et 7, à floraison en fin de saison des pluies, est le plus souvent interrompue par le passage régulier du feu dès octobre sur vertisol. La reproduction par graines y est donc rare.

En revanche, à partir du moment où la régénération peut se faire, comme sur sol ferrugineux, le feu peut constituer un atout pour certaines de ces espèces. En effet, MENAUT et CESAR (1979) rapportent que des plantes ligneuses se comportent comme des hémicryptophytes dans leurs jeunes stades (*Bridelia ferruginea*, *Piliostigma thonningii*). Ce comportement constitue une protection contre le feu et le pâturage. L'absence de feu perturberait même certaines d'entre elles (*Annona senegalensis*), en maintenant une quantité trop importante de matière morte, laquelle empêcherait la croissance des drageons. Ce comportement d'hémicryptophyte, associé à la possibilité de régénération par graines, expliquerait l'abondance de ces espèces dans les jachères sur sol ferrugineux (*Bridelia ferruginea*, *Annona senegalensis*, *Piliostigma* ssp.).

Sur le hardé, le feu n'intervient que très rarement, à cause du trop faible recouvrement de la strate herbacée pour qu'il puisse s'y propager.

Enfin, la plupart des arbres du secteur d'étude subissent, fréquemment, des ébranchages ou des coupes franches (pâturage et combustible). Beaucoup des individus que nous suivions ont été ainsi perturbés (surtout les Combretums, les Piliostigmas et les Acacias); ils ont souvent produit des rejets rapidement, mais pas toujours.

Ces constats nous suggèrent que le maintien de la plupart des espèces ligneuses de Mouda, tient plus à leur résistance aux perturbations anthropiques et à leur reproduction végétative qu'à leur reproduction sexuée.

En revanche, la réalisation de la floraison est primordiale, pour les annuelles comme pour les pérennes, dans le renouvellement de l'occupation des niches. Les mécanismes de régénération - production de graines, dispersion, germination - sont limités, dans une large mesure, par leur dépendance vis à vis de la floraison. Son inhibition chez beaucoup d'espèces par l'aridité édaphique extrême des milieux très dégradés (hardés, figure 3.3) et par l'intervention humaine quotidienne (feu, pâturage, défrichage), qui délimite la possibilité de

bouclage du cycle, pourrait avoir comme conséquences la diminution de la richesse spécifique de la strate ligneuse, accompagnée d'une prédominance d'espèces de jachère (*Combretum* ssp., *Piliostigma* ssp.), sur les sols les moins dégradés, et d'une prédominance d'espèces épineuses sahéliennes sur les sols les plus dégradés (*Acacia* ssp., *Balanites aegyptiaca*, *Dichrostachys cinerea*).

3.2.2.4. Conclusion

Si l'on considère une bonne part de la littérature, les facteurs qui déterminent les phases phénologiques des plantes comprennent à la fois des facteurs de l'environnement (température, humidité du sol, degré jour, photopériode...), des facteurs biologiques (phylogénétiques, pollinisateurs, disperseurs, prédateurs...), et, enfin, la compétition des espèces pour les ressources, les vecteurs pollinisateurs et les vecteurs disperseurs (voir SCHEMSKE et *al.*, 1978; PIERCE et COWLING, 1984; PIERCE, 1984). Tous ces signaux sont souvent reliés et, par conséquent, inextricables les uns des autres; l'interprétation en est rendue impossible sans un travail expérimental précis, qui individualise l'effet de chacun sur un événement phénologique particulier (MONASTERIO et SARMIENTO, 1976, PIERCE, *op. cit.*).

Cependant, si le déclenchement des phases phénologiques dépend d'autres facteurs - en combinaison ou non avec le régime hydrique du milieu -, l'eau n'en reste pas moins le facteur qui détermine l'intensité et les possibilités de succès d'un type de rythme reproductif donné.

Lorsqu'elles deviennent limitantes, les disponibilités hydriques, climatiques et pédologiques, modifient le schéma d'utilisation des ressources par les plantes.

Les relations existant entre une espèce et son environnement abiotique et biotique varient d'un bout à l'autre de son aire géographique de répartition. Il est donc peu étonnant de trouver des différenciations écotypiques chez la même espèce, quand elle est considérée aux extrémités de sa niche.

- Une fois perturbés, les écosystèmes tropicaux ne fournissent que des éléments de compréhension partielle de la distribution originelle des rythmes phénologiques (FRANKIE et *al.*, 1974).

3.2.3. LES INTER-ACTIONS ENTRE LIGNEUX ET HERBACEES

Les résultats des études (peu nombreuses) sur les relations entre la strate ligneuse et la strate herbacée des savanes mettent en évidence une action favorable de la strate ligneuse sur la strate herbacée et une action plutôt défavorable de la strate herbacée sur la strate ligneuse.

OVALLE et AVENDANO (1987 et 1988) ont mis en évidence le rôle modérateur, au niveau du microclimat, de la strate d'*Acacia caven* sur la strate herbacée d'une savane chilienne. L'efficacité de l'association est attribuée au décalage entre les cycles biologiques des deux strates. Le seul effet dépressif des ligneux sur les herbacées se situe en début de saison de croissance des herbacées. Le reste du temps, les arbres diminuent le rayonnement incident, augmentent l'efficacité des pluies dans la recharge en eau du sol (réduction de l'évaporation et du ruissellement, atténuation des températures extrêmes), tout en permettant une disponibilité hydrique pour les annuelles plus longue. Le décalage temporel de l'utilisation des ressources hydriques et la stratification des tranches de sol exploitées (enracinement des arbres en profondeur, des herbacées en surface) évitent une concurrence intense des deux strates.

- Cette complémentarité, qui est exploitée par les agriculteurs de Mouda, est à l'origine des parcs à *Acacia albida* au Nord-Cameroun. En effet, dans ses jeunes stades, cette espèce est active en saison des pluies mais, au fur et à mesure que ces racines se développent en profondeur (et elles peuvent descendre très bas), le cycle s'inverse; nous avons suivi la phénologie de 5 individus adultes du parc à Acacias de Mouda. Il n'y avait presque pas de variation entre les individus. L'arbre effectue sa feuillaison de septembre à mai, et sa reproduction d'octobre à mars, donc en saison sèche. De plus, ces arbres enrichissent le sol en azote et nécessitent, pour que leurs

graines germent, qu'elles soient digérées par le bétail. *Acacia albida* fait partie des espèces conservées spontanément par les villageois. Sous les arbres défeuillés, ils pratiquent des cultures de saison des pluies (mil, coton); puis, en début de saison sèche, font paître les troupeaux sur les résidus de culture, à l'ombre des arbres en feuilles, dont les fruits sont ainsi mangés par le bétail. C'est l'un des exemples les plus remarquables d'association traditionnelle agro-sylvo-pastoral.

En conditions naturelles, la plupart des espèces ligneuses sont en pleine feuillaison, en floraison et en fructification, en même temps que les herbacées se développent et se reproduisent (figures 3.1, 3.2 et 3.3). L'exploitation de l'eau est donc simultanée pour les deux strates; dans quelle mesure les modèles de WALKER et NOY-MEIR (1982) et KNOOP et WALKER (1985), basés sur la complémentarité des couches de sol exploitées par les racines respectives de ces deux composants de la savane, peuvent-ils s'appliquer ?

Dans le sol hardé, la faible profondeur du front d'humectation, associée à des disponibilités hydriques de très courte durée et très peu abondantes (figure 3.3), détermine assurément une forte concurrence. Il n'y a pas de stratification des systèmes racinaires (figure 3.7). **Aucune complémentarité des couches de sol exploitées par les racines n'existe sur cette station.**

En revanche, les Graminées annuelles se distinguent des ligneux par le mode d'exploitation du sol par les racines. En effet, chaque individu développe un chevelu racinaire dans un volume limité de sol (système racinaire plus ou moins compact). De ce fait, l'absorption rapide de quantités d'eau abondantes, nécessaire à leur activité photosynthétique et leur transpiration importantes, n'est possible que si ce petit volume de sol est exploité intensément (WALTER, 1971). Au contraire, les ligneux émettent de très longues racines traçantes latérales, qui peuvent atteindre plus de 10 m de long, pour aller "chercher" l'eau (obs. pers.). Ils sont, en principe, favorisés sur hardé, d'abord par la possibilité qu'ils ont d'explorer un large volume superficiel de sol, ensuite par la pérennité de leurs racines leur

permettant de capter immédiatement une proportion importante de l'eau infiltrée.

Dans le vertisol, le système souterrain des ligneux est un peu différent. Le système racinaire superficiel est assez dense, et se rapproche de celui des herbacées annuelles (figure 3.7). La concurrence entre les deux strates doit être intense pour l'eau disponible jusqu'à 40 cm de profondeur. Le drainage est très faible dans ce type de sol, et l'eau arrivant en profondeur n'est quasiment pas accessible aux plantes, qu'elles soient ligneuses ou herbacées (figure 3.7). Pour les ligneux, les racines qui descendent en profondeur sont peu abondantes (1 pivot seulement sur *Acacia seyal*, figure 3.7). Elles ne devraient être fonctionnelles qu'à la faveur d'un écoulement exceptionnel de l'eau par des fentes de retrait en début de saison. **Le modèle dynamique de WALKER et NOY-MEIR (1982) et de KNOOP et WALKER (1985), basé sur l'abondance plus élevée, d'une part des racines superficielles des herbacées, d'autre part des racines profondes des ligneux, n'est donc pas applicable non plus sur cette station.** En revanche, les herbacées doivent être favorisées sur ce sol, à fertilité chimique et à capacité de rétention élevées, grâce à la densité du chevelu racinaire, qui explorent plus efficacement que le système des ligneux, les couches dans lesquelles l'eau est disponible (WALTER, 1971).

Dans le sol ferrugineux, la structure du système racinaire des ligneux apparaît comme étant encore différente des deux précédentes (figure 3.7). Le système superficiel est moins développé que dans le vertisol, et les arbres émettent plus de racines qui descendent en profondeur. Ce double système doit favoriser les ligneux sur ce type de station. Le drainage est très intense; la part de l'eau infiltrée, qui n'est pas prélevée par les racines superficielles, est donc récupérée par les racines profondes; la pauvreté chimique du sol en surface limite le développement des annuelles (voir chapitre II); en revanche, son effet sur la croissance des ligneux est réduit à leurs jeunes stades, grâce à l'accroissement d'organes souterrains permanents d'une année à l'autre (autrement dit grâce à leur pérennité); le sol ferrugineux, à texture grossière en surface, ne favorise pas l'extraction de l'eau par

le système racinaire très condensé des herbacées (faible efficacité) (WALTER, 1971); sa fertilité chimique plus élevée en profondeur (voir chapitre I) profite principalement aux ligneux; en effet, les couches profondes doivent être moins accessibles aux annuelles, à cause de la présence de la cuirasse et du petit volume de sol exploré par leurs racines.

Ainsi, les caractéristiques physiques et chimiques des sols, en liaison avec les modes d'exploitation de l'eau par les ligneux et les annuelles, contribuent à ce que le recouvrement des ligneux soit plus important sur le sol ferrugineux (30 à 50 %, tableau 1.9) que sur le vertisol (20 à 30 %). Cette relation est associée, en général, à un plus faible recouvrement des herbacées sur le sol ferrugineux (DONFACK, dans CCE, 1988, mentionne un recouvrement herbacé de presque 100% sur vertisol et d'environ 60 % sur sol ferrugineux). Ces résultats convergent avec ceux de KNOOP et WALKER (1985) sur une savane d'Afrique du Sud; ces auteurs comparent l'importance relative des deux strates entre un sol à texture grossière et peu fertile, et un sol homogène, à texture plus fine et plus fertile. Cependant, la théorie qu'ils avancent ne tient pas compte des différences dans le développement racinaire des ligneux suivant le milieu dans lequel il se trouvent.

La variation inter-annuelle de la pluviosité, en savane, favoriserait alternativement l'un puis l'autre composant, sur un site donné. Les changements rapides de l'environnement, associés à une réponse différentielle des ligneux et des herbacées, entretiendraient l'instabilité de l'équilibre saisonnier entre les deux strates (WALTER, 1971; KNOOP et WALKER, 1985).

Les phases phénologiques plus courtes des espèces herbacées (figures 3.1 à 3.3) suggèrent une utilisation plus rapide des disponibilités hydriques (WALTER, 1971).

En année sèche, la diminution de la concurrence de la strate herbacée sur la strate ligneuse serait compensée par une évaporation et un ruissellement plus intenses (KNOOP et WALKER, 1985).

Autrement dit, l'eau infiltrée, qui n'est pas prélevée par les plantes, s'évapore rapidement, et le faible recouvrement des herbacées limite peu le ruissellement. De ce fait, les ligneux ne seraient pas, ou peu, favorisés par la baisse du couvert herbacé. L'effet de la compétition serait réduite dans ces conditions, de toutes manières peu favorables aux deux strates. Cependant, l'infiltrabilité élevée du sol ferrugineux ($K_e = 80$ à 90% , tableau 1.9), par rapport à celle des deux autres sols ($K_e = 75$ à 80% pour le vertisol et 20 à 50% pour le hardé), devrait limiter l'évaporation et le ruissellement, par le biais d'un drainage de l'eau vers les couches profondes, au profit des arbres. Sur cette station seulement, l'effet négatif de la sécheresse doit être moins intense pour les ligneux, et la diminution du couvert herbacé plus profitable à cette strate (drainage plus intense).

En année moyenne, la compétition pour l'eau aurait plus de répercussion sur les ligneux (KNOOP et WALKER, *op. cit.*); la rapidité du prélèvement de l'eau en surface par les herbes diminuerait la part disponible pour les arbres dans cette tranche (compétition directe); c'est particulièrement vrai pour le hardé où les racines des deux strates se développent en surface. Les herbacées seraient donc favorisées. Sur vertisol, l'existence de fentes d'écoulement en début de saison, devrait pourtant compenser en partie le désavantage des ligneux. En ce qui concerne le sol ferrugineux, on peut supposer, soit une diminution de l'eau arrivant en profondeur (compétition indirecte), au détriment des ligneux, soit une diminution de la part d'eau disponible en surface à cause du drainage, au détriment des herbacées.

En année très humide, le prélèvement par les herbacées aurait à nouveau de moindres conséquences sur les ligneux (KNOOP et WALKER, *op. cit.*); d'une part, on a vu (chapitre II) que les annuelles n'utilisaient pas toute l'eau disponible dans le sol; les ligneux peuvent donc tirer profit de l'eau restante, malgré une utilisation plus lente; d'autre part, l'augmentation importante des quantités d'eau disponibles en profondeur doit favoriser les ligneux sur le sol ferrugineux. Sur vertisol, l'efficacité des annuelles dans l'exploitation de cette eau profonde devrait être limitée seulement par le temps

nécessaire pour développer leur système racinaire jusqu'aux limites du front d'humectation. Sur hardé, l'exploitation plus intense des herbacées et la densité de leur partie souterraine devraient les favoriser, car tout se joue dans les couches superficielles.

On voit donc que les variations inter-annuelles de l'équilibre ligneux/herbacées doivent être différentes, en fonction du type de sol et des caractéristiques structurelles du système racinaire des espèces ligneuses (elles-mêmes variables d'un substrat à l'autre). Bien que n'en ayant pas d'autre à proposer pour le moment, les modèles existants pour décrire la dynamique de cet équilibre nous semblent trop simples pour pouvoir expliquer une bonne part de la diversité physiologique de la savane (WALTER, 1971; WALKER et NOYMEIR, 1982; KNOOP et WALKER, 1985).





CONCLUSION

Le fonctionnement de la savane de Mouda est fortement déterminé par la répartition des pluies qui limite la période pendant laquelle l'activité de la majorité des plantes est possible.

Le sol demeure presque nu en saison sèche (exceptée la présence des ligneux), à cause d'une sécheresse climatique absolue 6 à 8 mois par an et de la pratique régulière du feu. Les annuelles, qui constituent l'essentiel du couvert herbacé, ne peuvent s'installer et croître que si les pluies humidifient assez longtemps et suffisamment le substrat. Le début de l'enherbement du terrain dépend de cette relation. Il varie avec la date des premières pluies, les hauteurs d'eau précipitées et la régularité de leur répartition. Une bonne installation des plantes (rapide et ininterrompue) est réalisée par une première grosse pluie, permettant la germination de beaucoup de graines, suivie de petites pluies régulières, permettant à l'eau de bien s'infiltrer, tout en augmentant l'hygrométrie au niveau du sol. Ainsi, les plantules ne sont pas brûlées par un stress excessif.

A partir du mois de juillet, en général, les pluies sont plus régulières et plus abondantes que dans la période qui précède; elles permettent aux plantules installées de se développer jusqu'à la maturité. La pluviosité qui succède à leur établissement (celle de juillet, août et septembre) détermine l'importance du couvert maximum atteint. Cependant, si la phase d'installation a été perturbée par des pluies très irrégulières en début de saison, la durée pendant laquelle la croissance linéaire est possible est limitée par la nécessité de nouvelles germinations et installations préalables. Au contraire, si les premières pluies ont été particulièrement précoces, abondantes et régulières (conditions réunies en 1986, par l'irrigation et la répartition des pluies qui l'ont suivie), le recouvrement saisonnier maximum est atteint très tôt et la croissance cesse (dès juillet), malgré l'abondance des précipitations d'août et de septembre. Cette durée limitée de la croissance des annuelles (chapitre II), associée à une durée limitée du cycle de vie complet (chapitre III), confirme leur adaptation à des milieux où l'eau n'est disponible en abondance que durant peu de temps.

La répartition des pluies influence aussi la composition floristique et la structure du couvert à maturité. Les espèces n'ayant ni les mêmes vitesses de germination et de croissance, ni la même résistance au stress hydrique, la sélection par l'irrégularité des pluies s'effectue principalement au cours des phases de germination et d'installation des plantes. Des modèles prédictifs, basés sur la probabilité d'intervention de quelques types, très contrastés, de distribution des premières pluies, pourraient être conçus, avec quelques années supplémentaires d'observations (nous ne disposons que de deux ans). Il aurait également été souhaitable de créer deux "régimes pluviométriques" semi-artificiels supplémentaires. Les irrigations précoces, effectuées chaque année, ont été abondantes et peu étalées dans le temps (100 et 160 mm d'eau apportés en deux fois seulement). La comparaison des résultats avec ceux obtenus à partir d'apports beaucoup plus fractionnés, aurait permis de vérifier certains résultats. Par exemple, la survie des plantules après la levée n'est peut-être pas directement proportionnelle aux quantités d'eau disponible dans le sol. Les plantules peuvent, peut-être, résister avec très peu d'eau disponible (probablement en-dessous du $pF_{4,2}$), grâce à une hygrométrie suffisante. Ce paramètre n'a pas été mesuré au niveau de chaque station (il était mesuré à Maroua, c'est à dire à 30 km au nord de Mouda, en milieu citadin). Il aurait pu apporter des informations précieuses. Par ailleurs, nous avons vu que certains ligneux semblaient fonctionner en liaison avec les variations de ce paramètre, plus qu'avec les variations du stock d'eau dans le sol (chapitre III).

De plus, nous avons montré qu'à partir du moment où la saison des pluies démarre, la redistribution de l'eau précipitée par la topographie, l'infiltrabilité des sols, leur capacité de rétention d'eau et leur réserve utile, crée une hétérogénéité spatiale de la répartition saisonnière de l'eau disponible pour les plantes.

Ainsi, la dégradation excessive de certains secteurs (hardés), conduisant à une diminution importante de la perméabilité du sol (constitution d'une pellicule de battance en surface), limite, en quantité et en durée, les disponibilités hydriques pour les végétaux. En conséquence, les couverts ligneux et herbacés demeurent très faibles (5 à

8 % pour les herbacées), la richesse spécifique également (4 à 10 espèces herbacées), la composition floristique de la strate herbacée est très variable d'une année à l'autre (nous n'avons trouvé que 15 % d'espèces permanentes sous les 4 "régimes pluviométriques"), et les phases du cycle de vie des plantes (feuillaison, floraison, fructification) sont réduites, en intensité et en durée, pour les plantes herbacées comme pour les plantes ligneuses. La faible profondeur du front d'humectation du sol, en liaison avec sa compacité élevée, limite le développement racinaire de ces deux catégories de végétaux. Elles exploitent toutes deux les horizons de surface, ce qui suggère une concurrence intense.

Sur les sols argileux en bon état, riches, homogènes et profonds, les contrastes pluviométriques saisonniers sont accentués. En année sèche, l'infiltration très lente de l'eau et l'abondance de l'humidité au point de flétrissement permanent (- 16 bars) conduisent à une aridité du substrat, qui se traduit par une "hardéisation" de la végétation herbacée: le couvert maximum est réduit, l'abondance d'espèces résistantes au stress augmente (comme *Schoenefeldia gracilis*), au détriment d'espèces à développement plus rapide (comme *Loudetia togoensis*). En revanche, en année de pluviosité abondante, la capacité de rétention de l'eau devient un avantage, en limitant l'évaporation; la grande réserve utile du sol permet le stockage de l'eau et tamponne les variations pluviométriques intra-saisonnières. La strate herbacée se développe de façon importante (recouvrement proche de 100 % au mois d'août). Ces caractéristiques en font une station généralement humide, sous les conditions climatiques de Mouda (pluviosité moyenne élevée). Cette humidité stationnelle se reflète dans la composition floristique de la strate herbacée, qui rassemble beaucoup d'espèces soudaniennes. L'homogénéité du milieu compense l'irrégularité des disponibilités hydriques annuelles, pour maintenir un lot d'espèce relativement spécialisé (peu de niches fonctionnelles) et assez constant (45 % d'espèces permanentes sur 4 "années pluviométriques"), mais dont les recouvrements relatifs varient considérablement. Sur cette station, l'existence de fentes de retrait, et l'abondance des disponibilités hydriques en profondeur, en conditions favorables, ont permis aux plantes ligneuses de développer un système racinaire pivotant, complémentaire du système superficiel. Ce dernier est néanmoins très

dense, et constitue l'essentiel de la partie souterraine des arbres, ce qui suggère, là aussi, une forte concurrence avec les plantes herbacées dans les 40 premiers centimètres.

Enfin, bien qu'étant le substrat dont la répartition des disponibilités en eau reflète le mieux les variations pluviométriques, le sol ferrugineux constitue le système le plus complexe. Sableux en surface, en année sèche, il est moins défavorable que le vertisol au développement des annuelles. Sa faible capacité de rétention hydrique et son infiltrabilité élevée ($K_e = 80$ à 90%) permettent une meilleure disponibilité de l'eau précipitée pour la végétation. En revanche, en année de pluies abondantes, sa faible réserve utile entraîne un gros gaspillage de l'eau précipitée pour les espèces annuelles; sa capacité de rétention peu élevée devient défavorable car l'eau, même si elle est vite disponible, et également vite évaporée ou drainée. L'eau qui est drainée en profondeur peut alors être stockée dans la couche argileuse du sol. Les plantes ligneuses en tirent parti, grâce à l'abondance de racines verticales très profondes, qui traversent la cuirasse. Sur cette station, il existe une plus grande complémentarité des couches de sol exploitées respectivement par les plantes ligneuses et herbacées, que sur les deux autres. Cependant, au niveau de la strate herbacée, la répartition saisonnière de l'eau disponible dans le sol n'est plus suffisante pour expliquer la structure du couvert et ses variations inter-annuelles. L'hétérogénéité du substrat (essentiellement à cause de son état de surface et de la présence de la cuirasse à des profondeurs variables) et sa fertilité chimique réduite, dans les couches superficielles, déterminent une richesse floristique élevée, marquée par une grande proportion de Légumineuses. Il n'existe pas de forte dominance de quelques espèces. La hiérarchie des dominances est très variable d'une année à l'autre. Cette variabilité est renforcée par le caractère pionnier de la communauté de ce jeune système post-cultural.

La plasticité plus ou moins grande des annuelles, associée à la variabilité des conditions hydriques du milieu et à son hétérogénéité spatiale, permet aux espèces de se maintenir dans des milieux où elles ne sont pas, le plus souvent, les plus performantes. Dans la savane de Mouda, irrégularité saisonnière et hétérogénéité spatiale se combinent

pour déterminer une certaine diversité des taxons et des communautés, et de leurs comportements (croissance, reproduction). Par exemple, dans le tapis herbacé, la comparaison de la hiérarchie des dominances entre le hardé et le vertisol et, sur l'un et l'autre, entre une année très pluvieuse et une année sèche, a montré comment le régime hydrique du sol, sous la dépendance du régime pluviométrique, peut favoriser tantôt l'expression du caractère compétitif (*Loudetia togoensis*), tantôt celle du caractère de résistance à la sécheresse (*Schoenefeldia gracilis*, *Microchloa indica*). Cependant, dans cet environnement où l'eau est un facteur limitant, la concurrence entre les plantes pour cette ressource ne peut pas être ignorée. En effet, dans le cas contraire, comment expliquer, par exemple, que plusieurs centaines de germinations par m² ne donnent que quelques dizaines de plantes adultes ? Des plantes plus efficaces que leurs voisines pour acquérir la ressource hydrique (intensité d'exploitation et vitesse d'utilisation plus élevées), diminuent les quantités disponibles pour les autres. C'est la concurrence directe. L'enracinement des plantes, le volume de sol qu'elles exploitent limite l'accès des autres plantes à l'eau disponible dans cet espace. C'est la concurrence indirecte. Il nous paraît difficile de distinguer, en conditions naturelles, les situations où une espèce est présente (voire dominante), simplement grâce à des capacités intrinsèques à tolérer un environnement particulier (par exemple, le stress hydrique sur hardé ou sur vertisol, ou bien l'excès d'eau sur vertisol), des situations où elle est présente (ou dominante), grâce à ses capacités à supprimer ses voisines, par une concurrence directe et/ou indirecte (par exemple, *Schoenefeldia gracilis* en conditions hydriques favorables sur hardé, ou *Loudetia togoensis* en conditions normales sur vertisol). De ce fait, la répartition des espèces ne peut pas être expliquée, à notre avis, seulement par l'existence de la compétition, ou seulement par l'adéquation des caractéristiques spécifiques et des caractéristiques du milieu. Il reste à trouver des outils analytiques qui permettent de déterminer l'importance relative de l'une ou de l'autre cause, dans le déterminisme de la structure communautaire. A priori, cette importance devrait varier en fonction des espèces et en fonction de l'environnement (abiotique et biotique) dans lequel elles se développent, d'où la complexité du problème.

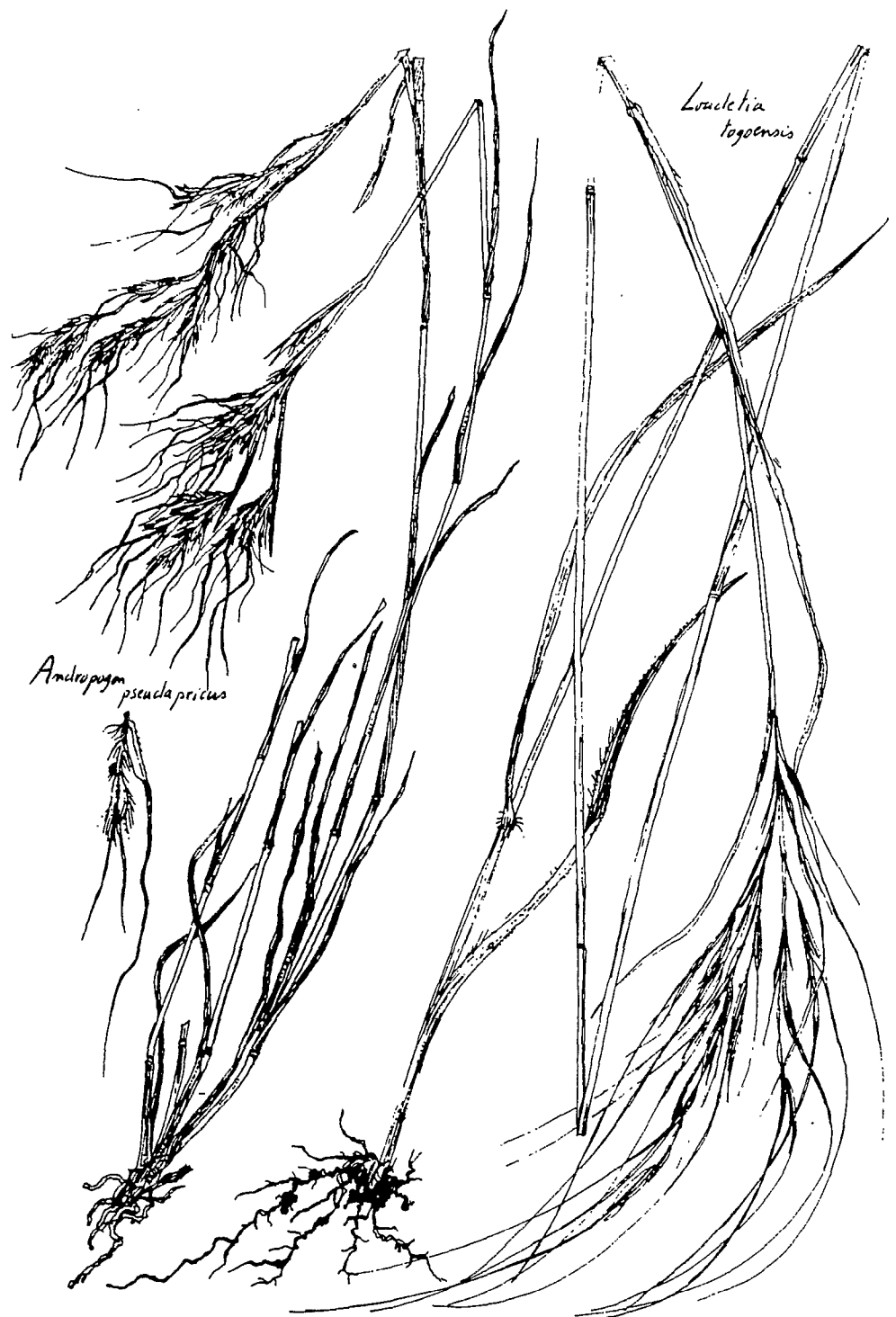
Ainsi, la survie des plantes (ou leur adaptation) à la sécheresse dépend de l'adéquation du rythme de la croissance et de la reproduction, en synergie avec l'aptitude physiologique à tolérer le stress hydrique ou à l'éviter. Le type biologique d'une plante joue un rôle majeur dans la détermination de la combinaison de ces caractéristiques (JAKSON et BLISS, 1984).

Enfin, à Mouda, l'intervention humaine - le feu, le pâturage (des ligneux comme des herbacées), l'approvisionnement en bois - imposent des contraintes supplémentaires à la végétation, qui sont, parfois, plus fortes que la sécheresse climatique ou l'aridité édaphique seules. Par exemple, le feu limite vraisemblablement la présence d'annuelles à floraison tardive (en fin de saison des pluies, *Eragrostis ciliaris*, *Hachelochloa granularis*, ...). Une analyse quantitative de la phénologie des populations d'herbacées aurait été utile pour préciser certains points, comme celui-ci. Sur les sols les moins dégradés (vertisols, sols ferrugineux), l'eau est disponible en profondeur bien après l'arrêt des pluies, et ne devrait pas limiter la durée de la phase de reproduction. Les ligneux résistent mieux au feu. Mais, sur les sols les moins contraignants (sols ferrugineux), cette strate montre une forte proportion de pyrophites (*Annona senegalensis*, *Piliostigma* ssp., *Bridelia ferruginea*). Sur les sols les plus dégradés (les plus arides, les hardés), les épineux sahéliens prennent de plus en plus d'importance (*Acacia senegal*, *Dichrostachys cinerea*, *Balanites aegyptiaca*...). Plus généralement, au niveau de la strate herbacée, de nombreux auteurs expliquent l'extension des annuelles, dans la plupart des milieux, par l'augmentation des perturbations anthropiques (MENAUT et CESAR, 1979; MONASTERIO et SARMIENTO, 1976; CISSE et BREMAN, 1982; FLORET et PONTANIER, 1982; GILLON, 1983; LAMOTTE et BOURLIERE, 1983; MENAUT, 1983; HOFFMAN, 1985...); déjà en 1934, RAUNKIER notait que la dispersion des thérophytes est favorisée, beaucoup plus que d'autres types biologiques, par l'agriculture (SHMIDA et BURGESS, 1988). En milieu tropical, c'est avec la dénudation et le travail du sol que l'on assiste à une multiplication et à la dominance d'espèces annuelles envahissantes (MERLIER et MONTAIGU, 1982). En zone soudanienne, le surpâturage et le feu annuel en début de saison sèche (comme c'est le cas dans le secteur

d'étude), les favorisent par rapport aux pérennes qui n'ont pas le temps de constituer des réserves racinaires (MENAUT et CESAR, 1979; MENAUT, 1983). Le maintien des espèces de la savane de Mouda est donc déterminé aussi par des aptitudes à résister aux perturbations anthropiques, ou par un comportement qui minimise leurs effets.

Dans cette situation de déséquilibre écologique (augmentation des épiphytes, élimination de la plupart des herbacées pérennes, diminution de la biomasse et de la diversité biologique), lié à la sur-exploitation du milieu naturel, notre travail peut contribuer à l'orientation de recherches plus appliquées, visant à l'utilisation rationnelle des ressources en eau, en sol, et en végétation, non seulement dans l'extrême nord du Cameroun, mais également dans d'autres écosystèmes très comparables.





*L'essentiel est invisible pour les yeux, ...
C'est le temps que j'ai perdu pour ma rose ...*

A. de Saint Exupéry

Références bibliographiques

- ACHARD F., 1988** - Contribution à l'étude des pâturages des savanes nord-soudaniennes de la région de Ouagadougou. Première partie: étude floristique, dynamique de la biomasse, rythmes d'exploitation. MESRS-ISN-IDR-Station exper. Gampela, Ouagadougou, roneo, 65 p.
- ACKERMAN T.L. et BAMBERG S.A., 1974** - Phenological studies in the Mojave desert at Rock valley (Nevada test site). Dans LIETH H.: Phenology and seasonality modeling, Ecological Studies 8. Springer-Verlag, Berlin, pp 215-226.
- ADAM I.G., 1957** - L'acheb des sols sabloneux aux environs de Dakar. Bull. IFAN tome XIX, serie A, n°4: 1136-1153.
- ANDERSON J.E., 1986** - Development and structure of sagebrush steppe plant communities. Dans Proceedings of second international rangeland congress. Australian Academy of Sciences, Cambera, pp 10-12.
- AUBERT G. et BOULAIN J., 1980** - La pédologie. P.U.F., coll. Que sais-je ?, 128 p.
- AUBREVILLE A., 1950** - Flore forestière soudano-guinéenne. A.O.F. - Cameroun - AEF, 523 p.
- BALDY Ch., 1986** - Agrométéorologie et développement des régions arides et semi-arides. Commission d'Agrométéorologie. INRA, Paris, 114 p.
- BEATLEY J.C., 1967** - Survival of winter annuals in the northern Mojave desert. Ecology 48 (5): 745-750.
- BEATLEY J.C., 1969** - Biomasse of desert winter annual plant populations in southern Nevada. Oikos 20: 261-273.
- BEATLEY J.C., 1974** - Phenological events and their environmental triggers in Mojave desert ecosystems. Ecology, 55: 856-863.
- BEGON M., HARPER J. et TOWNSEND C., 1986** - Ecology, individuals, populations and communities. Blackwell Scientific publications, Oxford, 876 p.

- BILLE J.C., 1973** - Graines et diaspores des plantes herbacées du Sahel. Production et dynamique. ORSTOM, Dakar, ronéo, 54 p.
- BILLE J.C., 1975** - Analyse mathématique des relevés de végétation en zone sahélienne. Actes du colloque de Bamako (Mali) sur l'"Inventaire et cartographie des pâturages tropicaux africains", 3-8 mars 1975, CIEA, Addis-Abeba, pp 333-334.
- BILLE J.C., 1976** - Etude de la production primaire nette d'un écosystème sahélien. Thèse es Science. Université de Paris-Sud, Orsay, 82 p.
- BLONDEL J., 1986** - Biogeographie évolutive. Masson et Cie., coll. Ecologie 20, Paris, 221 p.
- BOUDET G., 1984** - Recherche d'un équilibre entre production animale et ressources fourragères au Sahel. Bull. Soc. Languedocienne de Géographie, 18, (3-4): 167-177.
- BOUDET G. et DUVERGER E., 1961** - Etude des pâturages naturels sahéliens. Le Hodh (Mauritanie), ed. Victor Frères. Centre Fédéral de Recherches Zootechniques - IEMVT, Bamako (Mali), 160 p.
- BOURLIERE F. (ed.), 1983** - Tropical savannas. Ecosystems of the World Number 13. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, Oxford, New-York, 730 p.
- BRABANT P. et GAVAUD M., 1985** - Les sols et les ressources en terre du Nord-Cameroun. Carte et notice expl. N° 103. MESRES-IRA, Yaoundé - ORSTOM (ed.), Paris, 285 p.
- BRAUN-BLANQUET J., 1952** - Les groupements végétaux de la France méditerranéenne. CNRS, 297 p.
- BREMAN H. et CISSE A.M., 1977** - Dynamics of sahelians pastures in relation to drought and grazing. Oecologia, 28: 301-315.
- BREMAN H., CISSE A.M., DJITEYE M.A., ELBERSE W.Th., 1982** - Le potentiel botanique des pâturages. Dans PENNING DE VRIES F.W.T. et DJITEYE M.A.: La productivité des pâturages sahéliens. Une étude des sols, des végétations et de l'exploitation de cette ressource naturelle. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, pp 98-132.

BROWN A.H.F. et OOSTERHUIST L., 1981 - The role of buried seed in coppice woods. *Biological Conservation*, 21 : 19-38.

CARRIERE M., 1989 - Les communautés végétales sahéliennes en Mauritanie (région de Kaedi); analyse de la reconstitution annuelle du couvert herbacé. Thèse de Doctorat, Université de Paris-Sud, Orsay, 238 p.

C.C.E., 1988 - Utilisation et conservation des ressources en sol et en eau (Nord-Cameroun). IRA-IRGM-ORSTOM-CNRS, rapport de fin de contrat T.S.D. A.216 CAM (5), roneo, 232 p.

CHAIEB M., 1989 - Influence des réserves hydriques du sol sur le comportement comparé de quelques espèces végétales de la zone sud-tunisienne. Thèse de Doctorat. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 292 p.

CHEVALIER A., 1951 - Sur l'existence d'une forêt vierge sèche sur de grandes étendues aux confins des bassins de l'Oubangui, du Haut-Chari et du Nil (Bahr-el Ghazal). *Rev. Int. Bot. Appl. Agric. Trop.*, 31: 135-136.

CISSE A.M., 1986 - Dynamique de la strate herbacée des pâturages de la zone sud sahélienne. PPS, Wageningen, 211 p.

CISSE A.M. et BREMAN H., 1982 - La phytoécologie du Sahel et du terrain d'étude. Dans PENNING DE VRIES F.W.T. et DJITEYE M.A.: La productivité des pâturages sahéliens. Une étude des sols, des végétations et de l'exploitation de cette ressource naturelle. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, pp 71-83.

COOK C.W. et SIMS Ph., 1975 - La sécheresse et ses effets sur l'évolution de la productivité primaire et de la production des animaux au pâturage. Actes du colloque de Bamako (Mali) sur l'"Inventaire et cartographie des pâturages tropicaux africains", 3-8 mars 1975, CIEA, Addis-Abeba, pp 163-170.

CORNET A., 1981 - Le bilan hydrique et son rôle dans la production de la strate herbacée de quelques phytocénoses sahéliennes au Sénégal. Thèse de Docteur Ingénieur. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 353 p.

CORNET A. et RAMBAL S., 1981 - Simulation de l'utilisation de l'eau et de production végétale d'une phytocoenose sahélienne du Sénégal. *Oecol. Plant.*, 3, (17), 4:381-397.

CURTIS J.T., 1959 - The vegetation of Wisconsin. The Univ. of Wisconsin Press, Madison, 657 p.

DALE M.R., 1986 - Overlap and spacing of species' ranges on an environmental gradient. *Oikos* 47: 303-308.

DE RIDDER N., STROOSNIJDER L. et CISSE A.M., 1982 - La productivité des Pâturages sahéliens. Une étude des sols, des végétations et de l'exploitation de cette ressource. Textes du cours PPS, tome 1, théorie. Université Agronomique, Wageningen, 237 p.

DE WIT C.T., 1975 - Etudes au moyen de modèles sur la production réelle et la production possible des pâturages dans les régions arides. Actes du colloque de Bamako (Mali) sur l'"Inventaire et cartographie des pâturages tropicaux africains", 3-8 mars 1975, CIEA, Addis-Abeba, pp 329-332.

DIARRA L. et BREMAN H., 1975 - Influence de la pluviosité sur la productivité des pâturages. Actes du colloque de Bamako (Mali) sur l'"Inventaire et cartographie des pâturages tropicaux africains", 3-8 mars 1975, CIEA, Addis-Abeba, pp 171-174.

DUCHAUFOR Ph., 1977 - Classification des sols B.: Vertisols. Dans DUCHAUFOR Ph.: Pédologie, 1. Pédogénèse et classification, Masson, pp. 276-288.

DURANTON J.F., 1978 - Etude phénologique de groupements herbeux en zone tropicale semi-aride I. Méthodologie. *Adansonia*, ser. 2, 18, (2): 183-197.

DYE P.J. et SPEAR P.T., 1982 - The effect of bush clearing and rainfall variability on grass yield and composition in south-west Zimbabwe. *Zimbabwe J. Agric. Research*, 20: 103-117.

ESTABROOK G.F., WINSOR J.A., STEPHENSON A.G., HOWE H.F., 1982 - When are two phenological patterns different ? *Bot. Gaz.* 143 (3): 374-378.

EVENARI M., 1986 - Adaptations of plants and animals to the desert environment. Dans EVENARI M., NOY-MEIR R.I. et GOODALL D.W. (eds.): *Hot deserts and arid shrublands. Ecosystems of the World* 12 B, Elsevier, pp 79-92.

- EVENARI M. et GUTTERMAN Y., 1976** - Observations on the secondary succession of three plant communities in the Negev desert, Israël I. *Artemisietum herbae albae*. Dans JACQUES R. (ed): Etude de la biologie végétale, CNRS, Paris, pp 57-86.
- EYOG MATIG O., 1982** - Contribution à la sylviculture de l'Eucalyptus au Nord-Cameroun. Thèse de 3ème cycle. Univ. P. Sabatier, Toulouse, 111p.
- FLORET Ch. et PONTANIER R., 1982** - L'aridité en Tunisie présaharienne. Climat, sol, végétation et aménagement. Travaux et Documents de l'ORSTOM, n° 150, Paris, 544 p.
- FLORET Ch. et PONTANIER R., 1984** - Aridité climatique, aridité édaphique. Bull. Soc. Bot. Fr., 131, Actual. Bot., 1984 (2/3/4): 265-275.
- FOURNIER A., 1990** - Phénologie, croissance et production végétale dans quelques savanes d'Afrique de l'ouest. Variation selon un gradient de sécheresse. Université P. et M. Curie, Paris VI, 477 p.
- FRANKIE G.W., BAKER H.G., OPLER P.A., 1974** - Tropical plant phenology: Applications for studies in community ecology. Dans LIETH H.: Phenology and seasonality modeling. Ecological Studies 8. Springer-Verlag, Berlin, pp 287-296.
- FROST P., MEDINA E., MENAUT J-C., SOLBRIG O., SWIFT M. et WALKER B.H., 1986** - Responses of savannas to stress and disturbance. A proposal for a collaborative programme of research. IUBS-Unesco-MAB, Biology International, special issue-10, 82 p.
- GAVAUD M., 1971** - Les sols "Hardé" du Nord-Cameroun. Mise au point bibliographique. ORSTOM, Bull. de liaison du thème B, N°2, pp. 55-88.
- GIBSON D. et HULBERT L.C., 1987** - Effects of fire, topography and year to year climatic variation on species composition in tall grass prairie. Vegetatio 72 (3): 175-185.
- GILLON D., 1983** - The fire problem in tropical savannas. Dans BOURLIERE F. (ed.): Tropical savannas. Ecosystems of the world 13. Elsevier Scientific Publishing Company, N.Y., pp 617-641.
- GLEEN-LEWIN D.C., 1980** - The individualistic nature of plant community development. Vegetatio 43: 141-146.

- GLEEN-LEWIN D.C. et VER HOEF J.M., 1988** - Pattern analysis and species diversity in grassland. Dans **DURING H.J., WERGER M.J.A. et WILLEMS H.J. (eds.)**: Diversity and pattern in plant communities. SPB Academic Publish. bv, La Hague, pp 115-130.
- GODRON M., 1967** - Les groupes écologiques imbriqués "en écailles". *Oecol. Plant.* 2: 217-226.
- GODRON M., 1970** - Application de la théorie de l'information à l'étude de l'homogénéité et de la structure de la végétation. *Gesellschaftsmorphologie. Internationale symposium in Rinteln*, pp 31-38.
- GODRON M., 1971** - Essai sur une approche probabiliste de l'écologie des végétaux. Thèse ès Science. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 247 p.
- GODRON M., 1984** - Ecologie de la végétation terrestre. Masson ed., Paris, 196 p.
- GODRON M., GUILLERM J.L., POISSONET J., POISSONET P., THIAULT M., TRABAUD L., 1981** - Dynamics and management of vegetation. Dans **DI CASTRI F., GOODALL D.W., SPECHT R.L. (eds.)**: Mediterranean type shrublands. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, pp 317-344.
- GODRON M. et FORMAN R.T., 1983** - Landscape modification and changing ecological characteristics. Dans **FORMAN R.T. et GODRON M.**: Disturbance and ecosystems. *Ecological studies* 44, Springer-Verlag, Berlin, pp 12-27.
- GOLSTEIN G., SARMIENTO G et MEIZER F., 1986** - Patrones diaros y estacionales en las relaciones hidricas de arboles siempreverdes de la sabana tropical. *Oecol. Plant.* 7 (2): 107-119.
- GRANIER P. et CABANIS Y., 1975** - Note sur la phénologie des Graminées de savane. *Rev. d'Elev. Vet. Pays Trop.*, 28 (1): 79-82.
- GRIME J.P., 1974** - Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, 250: 26-31.
- GRIME J.P., 1977** - Evidence for the existence of primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Amer. Natur.*, 111, (982): 1169-1194.

GRIME J.P., 1982 - The concept of strategies: use and abuse. *J. Ecol.*, **70**: 863-865.

GROUZIS M., 1987 - Structure, productivité et dynamique des systèmes écologiques sahéliens (Mare d'Oursi, Burkina Faso). Thèse es Science. Université de Paris-sud, Orsay, 336 p.

GROUZIS M. et SICOT M., 1980 - Une méthode d'étude phénologique de populations d'espèces ligneuses sahéliennes: Influence de quelques facteurs écologiques. Dans: **LE HOUEROU H.N. (ed.)**: Les fourrages ligneux en Afrique. Etat actuel des connaissances. Coll. sur les fourrages ligneux en Afrique, Addis-Abeba, 8-12 avril 1980, Centre Intern. pour l'Elevage en Afrique, Addis-Abeba, pp 231-237.

GUIS R., 1976 - Un bilan des travaux visant à la mise en culture des sols "hardés" du Nord-Cameroun. *Agron. Trop.*, **XXXI**, (2): 141-155.

HIERNAUX P., 1984 - Distribution des pluies et production herbacée au Sahel: une méthode empirique pour caractériser la distribution des précipitations journalières et ses effets sur la production herbacée. Premiers résultats acquis dans le Sahel malien. CIPEA, Bamako, ronéo, 46 p.

HOFFMAN O., 1985 - Pratiques pastorales et dynamique du couvert végétal en pays Lobi (Nord-Est de la Côte d'Ivoire). ORSTOM ed., 355 p.

HOULE G. PHILLIPS D.L., 1989 - Seasonal variation and annual fluctuation in granite outcrop plant communities. *Vegetatio*, **80**: 25-35.

HUNTLEY B.J. et WALKER B.H., 1982 - Ecology of tropical savannas. *Ecological studies* 42. Springer-Verlag, Berlin, 669 p.

I.R.A., 1990 - Réhabilitation et utilisation des terres marginales du Nord-Cameroun. Rapport de campagne 1989, roneo, 55 p.

JACKSON L.E. et BLISS L.C., 1984 - Phenology and water relations of three plant life forms in a dry tree-line meadow. *Ecology*, **65**, (4): 1302-1314.

JAKSON L.E. et ROY J., 1986 - Growth patterns of mediterranean annual and perennial grasses under simulated rainfall regimes of southern France and Calofornia. *Oecol. Plantarum*, **7**, (21), n°2: 191-212.

- KEAY R.W.J., 1949** - An exemple of Sudan zone vegetation in Nigeria. *J. Ecol.*, 37: 335-364.
- KEDDY P.A., 1989** - Competition. Chapman et Hall, Population and Community Biology Series, Londres, New-York, 202 p.
- KEDDY P.A. et SHIPLEY B., 1989** - Competitive hierarchies in herbaceous plant communities. *Oikos*, 52, (2): 234-241.
- KEMP P.R., 1983** - Phenological patterns of Chihuahuan desert plant in relation to the timing of water availability. *J. Ecology* 73: 427-436.
- KNOOP W.T. et WALKER B.H., 1985** - Interactions of woody and herbaceous vegetation in a southern african savanna. *J. Ecology* 73: 235-253.
- KOCHMER J. et HANDEL S., 1986** - Constraints and competition in the evolution of flowering phenology. *Ecolog. Monograph.*, 56, (4): 303-325.
- LAMOTTE M. et BOURLIERE F., 1983** - Energy flow and nutrient cycling in tropical savannas. Dans BOURLIERE F. (ed.): Tropical savannas. Ecosystems of the World 13. Elsevier Scientific Publishing Company, N.Y., pp 583-603.
- LE FLOC'H E., 1969** - Caractérisation morphologique des stades et phases phénologiques dans les communautés végétales. Thèse de 3^{ème} cycle. Univ. Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier II, CNRS-CEPE doc. n°45, 132 p.
- LE HOUEROU H.N., 1984** - Rain use efficiency: a unifying concept in arid land ecology. *J. Arid Environ.*, 7: 213-241.
- LE HOUEROU H.N., 1990** - The grazing land ecosystems of the african Sahel. State of knowledge. *Ecological Studies*, n°75, Springer Verlag, Heidelberg, 282 p.
- LE HOUEROU H.N., non publié** - Relation entre la variabilité des précipitations et celles de la production primaire et secondaire en zone aride. Dans BILLE J.C, CORNET A., LE FLOC'H E.: L'aridité, contrainte au développement. ORSTOM, 30 p (sous-presse).
- LE HOUEROU H.N., BINGHAM R.L., SKERBEK W., 1988** - Relationship between the variability of primary production and the variability of annual precipitation in world arid lands. *J. Arid Envir.*, 15: 1-18.

LE HOUEROU H.N. et HOSTE C.H., 1977 - Rangeland production and annual rainfall relations in the mediterranean bassin and in african sahelosudanian zone. *J. Range Manag.*, **30**, (3):181-189.

LETOUZEY R., 1985 - Carte phytogéographique du Cameroun au 1/500.000, 1) Domaine sahélien et soudanien. IRA (Herbier National), Yaoundé - Institut de la Carte Internationale de la Végétation, Toulouse, pp. 1-26.

LIETH H., 1974 - Phenology and seasonality modeling. *Ecological Studies* 8. Springer-Verlag, Berlin, 444 p.

LONG G., 1974 - Diagnostic phyto-écologique et aménagement du territoire I) Principes généraux et méthodes. MASSON et Cie. eds., Coll. d'Ecologie 4, 252 p.

MALANSON G.P., 1985 - Spatial autocorrelation and distributions of plant species on environmental gradients. *Oikos*, **45**, (2): 278-280.

MARTIN D., 1963 - Carte pédologique du Nord-Cameroun au 1/100.000, notice de la feuille de Kaélé. IRCAM-ORSTOM, Yaoundé (Cameroun), 100 p.

Mac ARTHUR R.H., 1968 - The theory of the niche. Dans LEWONTIN R.C. (ed.): *Population biology and evolution*. Syracuse Univ. Press, Syracuse, New-York, pp: 159-176.

Mac NAUGHTON S.J. et WOLF L.L., 1970 - Dominance and the niche ecological systems. *Science*, **167**, (3915): 131-139.

MENAUT J.C, 1983 - The vegetation of african savannas. Dans BOURLIERE F. (ed.), *Tropical savannas. Ecosystems of the World* Number 13. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, Oxford, New-York, pp. 109-149.

MENAUT J.C. et CESAR J., 1979 - Structure and primary productivity of Lamto savanna, Ivory Coast. *Ecology*, **60** (6): 1197-1210.

MERLIER H., 1972 - Synthèse des études phénologiques des espèces de jachère du Centre-Sénégal. *Agron. Trop.*, vol. XXVII, 12: 1229-1252.

- MERLIER H. et MONTAIGU J., 1982** - Adventices tropicales. Flore aux stades plantule et adulte de 123 espèces africaines ou pantropicales. Groupement d'Etudes et de Recherches pour le Développement de l'Agronomie Tropicale, 490 p.
- MONASTERIO M. et SARMIENTO G., 1976** - Phenological strategies of plant species in the tropical savanna and semi-deciduous forest of the venezuelan Llanos. *J. Biogeogr.* 3: 325-256.
- MONROY ATA A., 1989** - Installation de plantes pérennes de la zone aride soumises à des contraintes hydriques contrôlées et à des coupes. Thèse de Doctorat. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 166 p.
- MOONEY H.A., HOBBS R.J., GORHAM J., WILLIAMS K., 1986** - Biomass accumulation and resource utilisation in co-occurring grassland annuals. *Oecologia*, 70, (4): 555-558.
- MOTT J.J. et CHOUARD P., 1976** - Flowering seed formation and dispersal. Dans GOODALL D.W. et PERRY R.A. (eds.): *Arid land ecosystems*. Vol. 1. International Biological Programme 16, pp 627-645.
- NAEGELE A.F.G., 1977** - Les Graminées des pâturages de Mauritanie. F.A.O.. Pâturages et cultures fourragères, étude N°5, Rome.
- NJOKU E., 1963** - Seasonal periodicity in the growth and development of some forest trees in Nigeria. *J. Ecology*, 51: 617-624.
- NOUVELLET Y., 1987** - Fiches techniques de diverses essences de la région de Maroua. MESRES-IRA-CRF Maroua (Cameroun), 73 p.
- NOY-MEIR I. et WALKER B.H., 1986** - Stability and resilience in rangelands. Dans JOSS P.J., LYNCH P.W., WILLIAMS O.B.: *Rangelands: a resource under siege*. Proceedings of the Second International Rangeland Congress. Australian Academy of Science. Camberra, pp 21-25.
- OLIVRY J.C., 1986** - Fleuves et rivières du Cameroun. MESRES, Yaoundé - ORSTOM, Coll. Monographies Hydrologiques N°9, Paris, 733 p.
- O'NEILL R.V., (de) ANGELIS D.L., WAIDE J.B., ALLEN T.F., 1986** - A hierarchical concept of ecosystems. Princeton Univ. Press, Princeton New Jersey, 253 p.

- O'NEILL R.V., MILNE B.T., TURNER M.G., GARDNER R.H., 1988 -**
Resource utilisation scales and landscape pattern. *Landscape Ecology*,
2, (1): 63-69.
- OVALLE C. et AVENDANO J., 1987 -** Interactions de la strate ligneuse avec
la strate herbacée dans les formations d'*Acacia caven* (Mol.) Hook et
Armn. au Chili, I. Influence de l'arbre sur la composition floristique,
la production et la phénologie de la strate herbacée. *Oecol. Plant.*, 8,
(22): 385-404.
- OVALLE C. et AVENDANO J., 1988 -** Interactions de la strate ligneuse avec
la strate herbacée dans les formations d'*Acacia caven* (Mol.) Hook et
Armn. au Chili, II. Influence de l'arbre sur quelques éléments du
milieu: microclimat et sol. *Oecol. Plant.*, 9, (2): 113-134.
- PENNING DE VRIES F.W.T., 1982 -** La production potentielle des pâturages
naturels. Dans PENNING DE VRIES F.W.T. et DJITEYE M.A.: La
productivité des pâturages sahéliens. Une étude des sols, des
végétations et de l'exploitation de cette ressource naturelle. Centre for
Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, pp 165-181.
- PENNING DE VRIES F.W.T., 1983 -** The productivity of sahelian rangelands.
A summary report. Overseas Development Institut, Agricultural
Administration Unit, Pastoral Network paper 15b, 31 p.
- PENNING DE VRIES F.W.T. et DJITEYE M.A., 1982 -** La productivité des
pâturages sahéliens. Une étude des sols, des végétations et de
l'exploitation de cette ressource naturelle. Centre for Agricultural
Publishing and Documentation, Wageningen, 525 p.
- PENNING DE VRIES F.W.T. et VAN HEEMST H.D.J., 1975 -** Production
primaire potentielle des terres non irriguées au Sahel: une première
approximation. Actes du colloque de Bamako (Mali) sur l'"Inventaire
et cartographie des pâturages tropicaux africains", 3-8 mars 1975,
CIEA, Addis-Abeba, pp 323-327.
- PENNING DE VRIES F.W.T. et VAN KEULEN H., 1982 -** La production
actuelle et l'action de l'azote et du phosphore. Dans PENNING DE
VRIES F.W.T. et DJITEYE M.A.: La productivité des pâturages
sahéliens. Une étude des sols, des végétations et de l'exploitation de
cette ressource naturelle. Centre for Agricultural Publishing and
Documentation, Wageningen, pp 196-222.
- PICKETT S.T.A., 1980 -** Non-equilibrium coexistence of plants. *Bull. Torr. Bot.*
Club, 107, (2):238-248.

- PICKETT S.T.A., 1982** - Population patterns through twenty years of oldfield succession. *Vegetatio*, **49**, (1): 45-59.
- PIERCE S.M., 1984** - A synthesis of plant phenology in the Fynbos biome. South African National Scientific Programmes report 88. A report of the Committee for Terrestrial Ecosystems National Programmes for Environment Sciences, 57 p.
- PIERCE S.M. et COWLING R.M., 1984** - Phenology of Fynbos renosterveld and sub-tropical thicket in the south eastern Cape. *South Africa J. Botany*, **3**: 1-16.
- PIOT J., NEBOUT J.P., NANOT R., TOUTAIN B., 1980** - Utilisation des ligneux sahéliens par les herbivores domestiques. Etude quantitative dans la zone sud de la mare d'Oursi (Haute-Volta). Groupement d'Etudes et de Recherches pour le Développement et l'Agronomie Tropicale- CTFT-IEMVT.
- PONTANIER R., MOUKOURI KUOH H., SAYOL R., SEINY-BOUKAR L., THEBÉ B., 1984** - Comportement hydrique et sensibilité à l'érosion de quelques sols du Nord-Cameroun. MESRES-IRA(CNS)-IRGM(CRH), ronéo, 75 p.
- POUPON H., 1979** - Etude de la phénologie de la strate ligneuse à Fété-Olé (Sénégal septentrional) de 1971 à 1977. *Bull. IFAN* tome **41**, ser. A, n° 1: 44-85.
- PRINS H.H.T., 1988** - Plant phenology patterns in Lake Mangara National Park, Tanzania. *J. Biogeography*, **15**: 465-480.
- RICE K.J., 1989** - Competitive interactions in California annual grasslands. Dans HUENNEKE L.F. et MOONEY H.A.: *Grassland structure and function*. California annual grassland. Kluwer Academ. Publish. Dordrecht, Boston, London, pp 59-71.
- RIETVELD J.J., 1978** - Soil non wettability and its relevance as a contributing factor to surface runoff on sandy dune soils in Mali. PPS, Dépt. d'Ecologie Théorique, Institut National Agronomique, Wageningen.
- ROUPSARD M. (ed.), 1987** - Nord-Cameroun. Ouverture et Développement. Thèse es Science. Université de Paris X, Nanterre, 516 p.
- SARMIENTO G., 1983** - Patterns of specific and phenological diversity in the grass community of Venezuelan tropical savannas. *J. Biogeography*, **10**: 373-391.

- SARMIENTO G. et MONASTERIO M., 1983** - Life forms and phenology. Dans **BOURLIERE F. (ed.)**, Tropical savannas. Ecosystems of the World Number 13. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, Oxford, New-York, pp. 79-108.
- SAUER R.H. et URESK D.W., 1976** - Phenology of steppe plants in wet and dry years. North West Science, 5, (3): 133-139.
- SCHEMSKE D.W., WILLSON M.F., MELAMPY M.N., MILLER L.J., VERNER L., SCHEMSKE K.M., BEST L.B., 1978** - Flowering ecology of some spring woodland herbs. Ecology, 59, (2): 351-366.
- SCHNELL R., 1971 a** - Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. Les problèmes généraux, volume 1: Les flores, les structures. Coll. Géobiologie Ecologie Aménagement, Gauthier-Villars, 500 p.
- SCHNELL R., 1971 b** - Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. Les problèmes généraux, volume 2: Les milieux, les groupements végétaux. Coll. Géobiologie Ecologie Aménagement, Gauthier-Villars, 452 p.
- SEGALEN P., 1967** - Les sols et la géomorphologie du Cameroun. Cahier ORSTOM, serie Pédologie vol. V, 2: 137-187.
- SEINY-BOUKAR L., 1990** - Régime hydrique et érodibilité des sols au nord du Cameroun. Propositions d'aménagement. Thèse de 3^{ème} cycle, Université de Yaoundé, Faculté des Sciences, Département des Sciences de la Terre, 230 p.
- SHMIDA A. et BURGESS T.L., 1988** - Plant growth form strategies and vegetation types in arid environments. Dans **WERGER M.J.A., VAN DER AART P.J.M., DURING H.J., HERHOEVEN J.T.A. (eds.)**: Plant form and vegetation structure. Adaptation, plasticity and relation to herbivory. SBP Academic Publishing bv, La Hague, pp 211-242.
- SILVA J.F. et ATAROFF M., 1985** - Phenology, seed crop and germination of coexisting grass species from a tropical savanna in western Venezuela. Oecol. Plant., 6, (20):41-51.
- SMITH T. et HUSTON M., 1989** - A theory of spatial and temporal dynamics of plant communities. Vegetatio, 83: 49-69.

- STROOSNIJDER L.**, 1982 - La pédologie du Sahel et du terrain d'étude. Dans PENNING DE VRIES F.W.T. et DJITEYE M.A.: La productivité des pâturages sahéliens. Une étude des sols, des végétations et de l'exploitation de cette ressource naturelle. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, pp 52-71.
- STROOSNIJDER L. et HOOGMOED W.B.**, 1984 - Crust formation on sandy soil in the Sahel II. Tillage and its effect on the water balance. Soil and Tillage Research, 4: 321-337.
- STROOSNIJDER L. et KONE D.**, 1982 - Le bilan d'eau du sol. Dans: PENNING DE VRIES F.W.T. et DJITEYE M.A.: La productivité des pâturages sahéliens. Une étude des sols, des végétations et de l'exploitation de cette ressource naturelle. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, pp 133-165.
- STROOSNIJDER L. et VAN HEEMST H.D.J.**, 1982 - La météorologie du sahel et du terrain d'étude. Dans: PENNING DE VRIES F.W.T. et DJITEYE M.A.: La productivité des pâturages sahéliens. Une étude des sols, des végétations et de l'exploitation de cette ressource naturelle. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, pp 37-51.
- SUCHEL J.B.**, 1972 - La répartition et les régimes pluviométriques au Cameroun. Travaux et documents de géographie tropicale N°5. CEGET-CNRS, Bordeaux, 283 p.
- THEBE B.**, 1987 - Hydrodynamique de quelques sols du Nord-Cameroun, bassin-versant de Mouda. Contribution à l'étude des transferts d'échelle. Thèse Universitaire, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 306 p.
- TILMAN D.**, 1982 - Ressource competition and community structure. Pinceton Univ. Press, 296 p.
- TILMAN D.**, 1985 - The resource-ratio hypothesis of plant succession. The Amer. Natur., 125, (6): 827-852.
- TILMAN D.**, 1987 - Futher thoughts on competition for essential resources. Theor. Pop. Biol., 32: 442-446.
- TOGOLA M.**, 1982 - Contribution à l'étude de la végétation sahélo-soudanienne et des potentialités pastorales de la région de Kaarta (Mali). Thèse de 3^{ème} cycle, Université de Paris-Sud, Orsay, 86 p.

TROCHAIN J.L., 1980 - Ecologie végétale de la zone intertropicale non désertique. Université Paul Sabatier, Toulouse, 468 p.

TURNER F.B. et RANDALL D.C., 1987 - The phenology of desert shrubs in southern Nevada. *J. Arid Environment*, 13: 119-128.

Unesco, 1977 - Carte de la répartition mondiale des régions arides. Notes techniques du MAB, N° 7. Unesco, Paris.

VAN DER MAAREL E., 1988 - Species diversity in plant communities in relation to structure and dynamics. Dans **DURIN H.J., WERGER M.J.A. et WILLEMS H.J. (eds.)**: Diversity and pattern in plant communities. SPB Acad. Publish. bv, La Hague, pp 1-14.

WALTER H., 1971 - Ecology of tropical and sub-tropical vegetation. Oliver and Boyd eds., Edinburd, pp 238-298.

WALKER B.H., 1981 - Is succession a viable concept in African savanna ecosystems ? Dans **WEST D.C., SHUGART H.H., BOTKIN D.:** Forest Succession. Concepts and application. Springer-Verlag, N.Y., pp 431-448.

WALKER B.H. et MENAUT J-C. (eds.), 1988 - Research procedure and experimental design for savanna ecology and management. Responses of savannas to stress and disturbance, Publication number 1, IUBS-Unesco-MAB, 119 p.

WALKER B.H. et NOY-MEIR I., 1982 - Aspects of the stability and resilience of savanna ecosystems. Dans **HUNTLEY B.J. et WALKER B.H. (eds)**: Ecology of tropical savannas, Ecological Studies vol. 41, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New-York, pp. 556-589.

WALKER J. et PEET K., 1983 - Composition and species diversity of pine-wiregrass savannas of Green Swamp, North Carolina. *Vegetatio*, 55: 163-179.

WENT F.W., 1949 - Ecology of desert plants II. The effect of rain and temperature on germination and growth. *Ecology*, 30, (1): 1-13.

WENT F.W., 1979 - Germination and seedling behavior of desert plants. Dans **GOODALL D.W. et PERRY R.A. (eds.)**: International Biological Programme 16. Arid land ecosystems, vol. 1: 477-489.

WENT F.W., JUHREN G., JUHREN M.C., 1952 - Fire and biotic factors affecting germination. *Ecology*, **33**, (3): 351-364.

WHITE F., 1983 - The Vegetation of Africa. A descriptive memoir to accompany the Unesco/AETFAT/UNSO vegetation map of Africa. Unesco, 356 p.

WHITTAKER R.H., 1975 - Communities and ecosystems. Mc Millan Publishing Cie. Inc., 375 p.

WHITTAKER R.H. et LEVIN S.A., 1977 - The role of mosaic phenomena in natural communities. *Theoret. Pop. Biol.*, **12**: 117-1139.

WHITTAKER R.H., MORIS J.W. et GOODMAN D., 1984 - Pattern analysis in savanna woodlands at Nylsvley, South-Africa. Killick O.J-B eds., Botanical Research Institute, Departement of Agriculture, South-Africa, 51 p.

WINKEL T., 1989 - Fonctionnement hydrique et organisation spatiale du système sol-vigne: une perspective hiérarchique. Thèse de Doctorat, Univ. Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 112 p.